FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SIEBENUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 127. BAND)

ERSTES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 31 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 5 TAF

Nachlaß von Prof. N. Malt

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1933

Flora. N. F. Band 27	Heft 1	S. 1—92, Jena, 12. 1. 1933

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
FREISLEBEN, RUDOLF, Untersuchungen über Bildung und Auflösung von Cystolithen bei den Urticales. Mit 18 Abbildungen im Text	1—45
SCHMELZEISEN, WILHELM, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einiger Marattiaceen, Cyatheaceen und Polypodiaceen. Mit 5 Abbildungen im Text und Tafel I—V . . .	46—80
SCHNEE, LUDWIG, Einiges über die Beziehungen zwischen Blütenbildung und Tod der hapaxanthischen Pflanzen. Mit 8 Abbildungen im Text	81—92

Manuskripte werden an die Adresse:

Professor Dr. **O. Renner**

Direktor des Botanischen Instituts der Universität Jena

erbeten.

Vegetationsbilder

Begründet von **G. Karsten** und **H. Schenck †**. Hrsg. von Prof. Dr. **G. Karsten** und Prof. Dr. **H. Walter.**

23. Reihe, Heft 6/7:

Der Neuenburger Urwald

bei Bockhorn in Oldenburg

Von Dr. **Hans Nitzschke**

Oberstudienrat an der Oberrealschule Wilhelmshaven

12 Lichtdrucktafeln mit 20 Vegetationsbildern,
31 Seiten Text (mit 2 Kartenskizzen) und 12 Blatt Tafelerklärungen

Rmk 8.—

Inhalt des Textes: Die geographische Lage. / Urgeschichtliches. Siedlungsgeschichtliches. / Forstgeschichtliches. Waldnutzung. / Das heutige Bild des „Urwaldes": Allgemeines. Die Flora. / Das frühere und das heutige Waldbild. / Ergebnisse und Schutzmaßnahmen. / Schriftennachweis.

Von Oldenburg erstreckt sich nach Nordwesten hin ein Höhenrücken, aufgebaut aus diluvialen Massen, welche der ersten und zweiten Vereisung angehören. Hier liegt im Dreieck zwischen den alten Walddörfern Bockhorn, Zetel und Neuenburg der „Bockhorner" oder „Neuenburger Urwald", dessen von der Oldenburger Forstverwaltung geschütztes Gebiet etwa 49 ha umfaßt. Er ist ein ganz eigenartiges Waldgebilde. Der Name „Urwald" ist irreführend: der geschützte Bestand ist kein von Urzeiten her unberührter Wald; „urwüchsig" ist er nur in dem Sinne, daß er nicht geregelter Holzwirtschaft unterworfen ist, vielmehr seit 75 Jahren als Aufschlußforst sich selbst überlassen wurde. In üppiger Mannigfaltigkeit sind Bäume und Sträucher aller Altersstufen vorhanden, in stets wechselnden Formen zeigen sie dem Beschauer immer neue malerische Bilder. Vor Alter zusammengebrochene oder von der Gewalt tobender Elemente auseinandergerissene vielhundertjährige Baumriesen bleiben unangetastet liegen, zerfallen, und in der Lichtung bilden Sträucher oft undurchdringliche Dickichte. Auf der großen Reichhaltigkeit der Bestände, der verschiedenen Altersgliederung und seiner heutigen Unberührtheit beruht jetzt vor allem der Reiz des „Urwaldes".

Auf 12 großen Quarttafeln in Lichtdruck zeigt Hans Nitzschke 20 prachtvolle Photographien aus den verschiedensten Teilen des Waldes und läßt so mit Hilfe des begleitenden Textes ein klares Bild dieses interessanten Gebietes vor dem Leser entstehen.

Besondere Aufmerksamkeit verdient die Schilderung des Kampfes zwischen Eiche und Buche. Die Entwicklung des „Urwaldes" steuert unzweifelhaft zunächst einem reinen Buchenstadium zu. Der Mensch hat diese Entwicklung unterstützt, wenn nicht sogar herbeigeführt. Er hat die schnellwüchsige Buche bei dem starken Bedarf an schwerem Nutzholz und, weil sie eine gute „Mast" lieferte, vielfach gesät und gepflanzt, er hat aber die Eichen nicht gegen die gewaltige Bucheninvasion geschützt. Die Buchen werden vorherrschend, und das ist das Ende des alten historischen Eichen-Hainbuchen-Hudewaldes, den man schützen und erhalten wollte; er läuft Gefahr, an dem heute geübten Naturschutz zugrunde zu gehen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Nachlass von Prof. N. Malta
380

Am 9. Oktober 1932 ist

KARL RITTER VON GOEBEL

im 78. Lebensjahr mitten aus einer noch immer unvergleichlich reichen Tätigkeit abgerufen worden. Ein großer Teil seines epochemachenden Lebenswerks ist in den Bänden der „Flora" niedergelegt, die er im Jahre 1889 von der königl. bayerischen botanischen Gesellschaft zu Regensburg übernommen, in gewissem Sinne neu gegründet und über 40 Jahre lang geleitet hat. Es wird das Bestreben des neuen Herausgebers wie des Verlegers sein, das Erbe des großen Verewigten in der Zeitschrift, die so lange das Gepräge seines Wesens trug, nach Kräften zu wahren.

Otto Renner. *Gustav Fischer.*

Untersuchungen über Bildung und Auflösung von Cystolithen bei den Urticales.

Von **Rudolf Freisleben.**

Mit 18 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	1
II. Frühere Arbeiten	2
III. Voruntersuchungen	6
A. Boehmeria nivea	7
B. Ficus elastica	11
VI. Hauptversuche	11
A. Ausbildung der Cystolithen	11
1. Kalkfreie Aufzucht aus Samen	11
2. Kulturen mit abgestuftem Kalkgehalt	14
3. Kulturen bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration	17
4. Aufzucht bei Verdunkelung	18
5. Kulturen bei verschiedenem Kohlendioxydgehalt der Luft	21
6. Chemische Untersuchungen an der Epidermis	22
a) Verteilung des Kalziums in den Epidermiszellen	22
b) Plasmolyseversuche	23
c) Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration in der Epidermis	25
7. Besprechung der Ergebnisse aus Abschnitt A	29
B. Veränderungen an fertig ausgebildeten Cystolithen	31
1. Verminderter Kalziumgehalt des Nährmediums	32
2. Versuche mit Verdunkelung	37
3. Versuche bei verschiedenem Kohlendioxydgehalt der Luft	39
4. Besprechung der Ergebnisse aus Abschnitt B	39
V. Die Funktion der Cystolithen	40
VI. Zusammenfassung	42
Literatur	45

I. Einleitung.

Seit ihrer Entdeckung durch Meyen haben die Cystolithen in hohem Maße die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. Ihr Bau und ihre Verbreitung waren häufig Gegenstand von Untersuchungen, denen wir es verdanken, daß wir in morphologischer und systematischer Hinsicht ein Bild von großer Vollständigkeit haben.

Viel seltener sind in der Literatur Angaben über die Bedingungen der Cystolithenbildung und -umwandlung und über ihre Funktionen.

Seit der ausführlichen Arbeit von Chareyre (1884) ist hierüber bis in die neuste Zeit nichts Grundlegendes mehr erschienen.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit soll es deshalb sein, zur Beantwortung dieser Fragen durch vorwiegend experimentelle Untersuchungen beizutragen.

Während der Niederschrift meiner Ergebnisse wurde eine Arbeit von A. Berg (1932) veröffentlicht, die den gleichen Stoff behandelt. Da die Ergebnisse Bergs sowohl zu meinen Resultaten, als auch zu denen früherer Forscher (Chareyre, Kohl) zum Teil in direktem Gegensatz stehen, sah ich mich genötigt, die bisherigen Forschungen und meine eigenen nochmals einer Prüfung zu unterziehen und hierbei besonders auch von Careyre und Berg untersuchte Arten zu berücksichtigen. Die Arbeit schließt dadurch stärker als vorher beabsichtigt zugleich eine kritische Sichtung der bisherigen Arbeiten in sich ein.

II. Frühere Arbeiten.

Angaben physiologischer Art und Vermutungen über die Funktionen der Cystolithen finden sich bei Chareyre (1884), Kohl (1889), Haberlandt (1904), Stahl (1920), Linsbauer (1921), Küster (1925), Jakovljevitc (1925) und Berg (1932). Auf die letztere Arbeit gehe ich erst im Rahmen meiner eigenen Untersuchungen näher ein.

Chareyre (1884) hat nach eingehenden entwicklungsgeschichtlichen und morphologischen Untersuchungen an fast allen cystolithenführenden Familien auch die Abhängigkeit der Cystolithenbildung vom Kalkgehalt des Bodens und vom Licht experimentell festgestellt. Hier sollen zunächst nur die Ergebnisse berücksichtigt werden, die sich auf die Urticales beziehen. An kalkfrei aufgezogenen Keimpflanzen zeigte er, daß bei Kalkmangel zwar die Cystolithenstiele angelegt werden, daß jedoch fast keine Zelluloselamellen zur Ablagerung kommen und keinerlei Kalkinkrustationen auftreten. Weiterhin behauptet er, daß bei Keimung im Dunkeln die Cystolithenentwicklung auch dann bei der Ausbildung des Stieles stehenbleibt, wenn der Boden genügend Kalzium enthält. Deshalb stellt Chareyre das Licht als einen unentbehrlichen Faktor für die Bildung der Zelluloselamellen und für die Kalkinkrustation hin. Bei Verdunkelung von älteren Pflanzen mit fertig ausgebildeten, kalkreichen Cystolithen stellte er eine fast vollständige Lösung des Cystolithenkalkes fest, wobei das Zellulosegerüst unversehrt erhalten blieb. Diese Erscheinung trat nicht nur in gelbgewordenen Blättern auf, sondern auch in solchen, deren Chlorophyll noch erhalten war. Hieraus schließt Chareyre, daß es sich bei der Lösung des Kalkes nicht um eine postmortale Erscheinung handeln könne, sondern um eine solche, die

mit dem Aufhören der Assimilationstätigkeit im Zusammenhang steht. Durch mikrochemische Untersuchungen glaubt er schließlich, festgestellt zu haben, daß das Kalzium nicht in gelöster Form — etwa als Bikarbonat — in der Blattspreite bleibt, sondern abgeleitet wird und im Stengel vorwiegend als Kalziumpektat wieder zum Ablagerung kommt. Chareyre sieht deshalb die Cystolithen nicht als reine Exkretbehälter an, sondern er glaubt, daß ihr Kalk im Bedarfsfalle anderweitig Verwendung finden könne. Chareyres Resultaten widerspricht Berg, soweit sie die Wirkung von Lichtmangel betreffen. Aus seinen experimentellen Untersuchungen, die sich methodisch weitgehend an die Chareyres anlehnen, folgert er, daß „durch Lichtmangel die Ausbildung der Cystolithen ganz allgemein weder gehemmt, noch gar unterbunden wird" (S. 246). Anders liegen die Verhältnisse bei den Acanthaceen, wo beide übereinstimmend nach Verdunkelung keinerlei Veränderung der kalkreichen Cystolithen nachweisen konnten.

Kohl (1889), der nirgends auf die physiologischen Untersuchungen Chareyres Bezug nimmt, stellte ebenfalls fest, daß sich die Cystolithenkörper der Moraceen und Urticaceen nur bei Belichtung entwickeln. Er hat diese Beobachtungen nicht an Keimlingen, sondern an verdunkelten, jungen Sproßstücken gemacht. Berg, der auch diese Versuche nachprüfte, kam hier ebenfalls wieder zu abweichenden Ergebnissen. Kohl beobachtete außerdem, besonders an Ficus-Arten, daß in alten, absterbenden Blättern die Cystolithen allmählich eine Entkalkung und schließlich auch eine Schrumpfung der Zelluloseskeletts erleiden. Es werden demnach die beiden Komponenten, Kalk und Zellulose, nicht nur bei der Bildung, sondern auch bei der Auflösung gleichsinnig verändert. Diese Erscheinung ist übrigens inzwischen — besonders an Ficus Carica — allgemeiner bekannt geworden.

Aus allen seinen Beobachtungen schließt Kohl, daß Kalk und Zellulose nicht in zwei gleichzeitig nebeneinander verlaufenden Vorgängen niedergeschlagen werden, sondern aus einer „flüssigen Wanderform" von „Kohlehydratkalk". Dieser Meinung schließt sich Pfeffer (1897) in seiner Pflanzenphysiologie an, wobei er allerdings offen läßt, ob nicht — wie Mangin behauptet — der sich zunächst niederschlagende Stoff Kalziumpektat sei.

Kohl geht aber noch einen Schritt weiter: Er glaubt nämlich, daß der gleiche Stoff, der sich als Cystolithenkörper niederschlägt, auch wieder in unveränderter Form in Lösung gehen kann, um im Falle des Bedarfs der Pflanze als Kohlenhydratquelle zu dienen. Diese Behauptung erklärt sich aus der Anschauung Kohl's über die Rolle des Kal-

ziums in der Pflanze. Unter anderem schreibt er ihm die Aufgabe zu, Kohlehydrate in Form von „Kohlehydratkalk" zu transportieren. Er sieht deshalb in den Cystolithen Speicherorgane für Kalk, der später gelegentlich wieder in den Stoffwechsel eintreten soll, um „Dienste als Transporteur der Kohlehydrate zu leisten" (S. 137). Er gibt an, nicht nur beobachtet zu haben, daß in alten absterbenden Blättern der größte Teil des Cystolithenkalkes herausgelöst werde, sondern auch, daß er in den Stamm zurückgeleitet und dort als Oxalat wieder abgelagert werde. Nähere Angaben über diese Beobachtungen macht er leider nicht. Lediglich den Vorgang der Cystolithenschrumpfung beschreibt er für Ficus elastica ausführlicher.

Mit seiner Ansicht, daß die Cystolithen ausgesprochene Speicherorgane seien, steht Kohl allein. Jedenfalls hat sich später niemand mehr nur für dies als Funktion ausgesprochen.

Haberlandt (1904, auch noch 1924) erörtert in seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie" kurz die Frage nach der Funktion der Cystolithen. Da seine Anschauung die bisher am meisten anerkannte sein dürfte, wird sie hier im Wortlaut wiedergegeben:

> „Die Cystolithen dürften in der Regel als Exkretbehälter anzusehen sein. Aus uns unbekannten Gründen besitzen offenbar die cystolithenführenden Pflanzen ein großes Kalkbedürfnis und zur Ablagerung der bei den Stoffwechselprozessen überflüssig gewordenen Kalkmengen sind eigene Behälter notwendig. Unter Umständen findet aber eine Auflösung und neuerliche Verwertung des in den Cystolithen abgelagerten Kalkes statt. Zum Beispiel sind in den Blättern von Ficus carica zur Zeit der herbstlichen Entleerung einzelne Cystolithen vollkommen kalkfrei und bestehen — abgesehen vom unveränderten Stiele — bloß aus dem geschrumpften und braun gewordenen Zelluloseskelett. Solche entkalkte Cystolithen kann man in größerer Anzahl auch in den älteren Blättern von Ficus elastica beobachten, wenn die Pflanzen in zu kleinen Töpfen kultiviert werden und wahrscheinlich Mangel an Kalk leiden. In solchen Fällen gehen die Cystolithen einen Funktionswechsel ein. Aus Exkretbehältern werden Reservestoffbehälter, und der gelöste Kalk wird neuerdings im Stoffwechsel verwertet."

Stahl (1920) rechnet die Cystolithen in der Mehrzahl der Fälle zu den Exkreten. Er schließt aber aus der oben wiedergegebenen Darstellung Haberlandts, daß die Cystolithen, gerade wegen ihrer Verbreitung in vorwiegend tropischen Familien, auf den meist kalkarmen Tropenböden auch als Kalkspeicherorgane von Bedeutung seien.

Ausführlich erörtert er die zeitlichen Unterschiede zwischen der Cystolithenausbildung bei Urticaceen und Acanthaceen einerseits und Moraceen andererseits. Es ist ja schon lange bekannt, daß bei vielen Vertretern der ersteren die Cystolithen schon sehr zeitig, zum Teil schon wenig unterhalb des Vegetationspunktes vollständig, d. h. mit $CaCO_3$ inkrustiert, angelegt werden, während sie bei Vertretern der letzteren, z. B. Ficus elastica und F. carica, erst im vierten bis sechsten Blatt diese Stufe erreichen. Stahl begründet nun diese Unterschiede damit, daß eine frühzeitige Kalkeinlagerung an eine lebhafte Salzdurchströmung gebunden sein müsse, die nur durch starke Transpiration und womöglich aktive Wasserabscheidung gewährleistet wird. Diese Forderung erfüllen aber die von Stahl untersuchten Acanthaceen und Urticaceen in hohem Maße, während viele Ficus-Arten durch eine geringe Transpiration ausgezeichnet sind.

Mir erscheint diese Erklärung wenig wahrscheinlich; denn erstens lassen sich auch Gegenbeispiele anführen (Pellionia-Ficus carica) und zweitens konnte ich für Boehmeria nivea durch Kulturversuche mit verschieden großen Kalkgaben zeigen, daß auch schon bei verschwindend geringen Kalkgaben, durch die doch die Wirkung der raschen Stoffströmung ohne Zweifel kompensiert wird, zwar eine weniger umfangreiche, nicht aber eine spätere Bildung und Inkrustation der Cystolithen eintritt.

Linsbauer (1921) hat die Veränderung der kalkfreien Cystolithen im Mark einiger Acanthaceen untersucht. Er kommt zu dem Schluß, daß auch hier die Cystolithen in einem sehr frühen Stadium — in ganz jungen Internodien — kalkhaltig sind, aber sehr bald, anscheinend aus inneren Gründen, eine Entkalkung erfahren. Genau so wie bei Moraceen schrumpft auch hier gleichzeitig das Zellulosegerüst zusammen. Außerdem gehen aber mit diesem noch andere chemische Veränderungen vor sich: es verholzt und erfährt teilweise eine Umwandlung in pektinartige Substanzen. Da sich gleichzeitig die Lithocyste verändert und stark in einer Richtung streckt, wird aus dem Exkretbehälter eine ausgesprochene Sklereïde. Linsbauer spricht deshalb von einem Funktionswechsel der Lithocysten im Mark mancher Acanthaceen.

Küster (1925) führt die von Chareyre und Kohl beobachtete Ausbildung der Cystolithen bei mangelhafter Beleuchtung nicht direkt auf das Fehlen des Lichtes zurück, sondern auf die Herabsetzung der Transpiration, denn er erhielt trotz guter Beleuchtung rudimentäre Cystolithen, wenn er die Transpiration hemmte.

Schließlich hat Jakovljevitc (1925) über die cystolithenartigen Bildungen in den Epidermishaaren von Borraginoideen morpho-

logische und physiologische Untersuchungen angestellt. Von seinen Ergebnissen ist erwähnenswert, daß Menge und Größe der Cystolithen proportional dem gelösten Kalziumgehalt des Bodens sind. Jakovljevitc schließt hieraus, daß die Cystolithen bei Borraginoideen nicht „erblich“[1]) seien, sondern lediglich durch Anwesenheit von gelösten Karbonaten in der Pflanze hervorgerufen würden.

Weiterhin hat er festgestellt, daß seine Versuchspflanzen in kalkarmer Nährlösung chlorotisch wurden, jedoch wieder ergrünten, sobald man ihnen genügend Ca zuführte. Wenn man die Pflanzen umgekehrt aus Ca-reicher Nährlösung in Ca-arme überführte, wurden sie bald chlorotisch, obwohl sie in ihren Cystolithen große Kalkmengen besaßen. Der Cystolithenkalk wird also bei Kalkmangel nicht mobilisiert. Jakovljevitc spricht deshalb mit Recht den Cystolithen bei Borraginoideen reine Exkreteigenschaften zu.

Die vorstehende Übersicht zeigt, wie unsicher und oft widersprechend die Vermutungen sind, die man bisher in physiologischer Beziehung über die Cystolithen geäußert hat. Wenn sich vielleicht auch viele Widersprüche damit erklären lassen, daß die Untersuchungen an systematisch verschiedenen Pflanzengruppen vorgenommen worden sind, deren Cystolithen in physiologischer Beziehung nicht immer völlig gleichgesetzt werden dürfen, so führt die überall gleichartige, charakteristische Verkettung von Kalk- und Zelluloseablagerung doch dazu, hier in den meisten Fällen auch ähnliche oder gleichartige Vorgänge anzunehmen.

Ihrer Zusammensetzung entsprechend hängen natürlich die Cystolithen eng mit dem gesamten Kalziumhaushalt der Pflanzen zusammen. Eine derartige Untersuchung müßte deshalb eigentlich gleichzeitig die Verteilung, Wanderung, Art und Bedeutung der Kalziumverbindungen in der ganzen Pflanze berücksichtigen. Leider wissen wir aber auch hierüber nur sehr wenig. Es muß deshalb späteren Arbeiten vorbehalten bleiben, die gewonnenen Resultate zu dem gesamten Kalziumhaushalt der Pflanzen in Beziehung zu setzen.

III. Voruntersuchungen.

Zunächst beschränkte ich meine Untersuchungen auf je einen Vertreter der Urticaceen und Moraceen — Boehmeria nivea und Ficus elastica —, da ich von der Überzeugung ausging, daß physiologische Forschungen nur auf Grund genauester entwicklungsgeschicht-

1) Jakovljevitc meint damit anscheinend nur, daß Zahl und Größe der Cystolithen phänotypisch nicht konstant sind, denn die Fähigkeit zu ihrer Bildung muß natürlich genotypisch verankert sein.

licher und mikrochemischer Kenntnis der Objekte möglich sind. Diese Voraussetzung war am ehesten durch Untersuchung möglichst weniger Arten zu erfüllen. In einem Falle wurde auch Pellionia Davauana als Versuchsobjekt benutzt, und erst bei der Nachprüfung der Ergebnisse Chareyres und Bergs noch andere — von den beiden Autoren benutzte — Arten, wobei ich mich aber wiederum auf die Urticales beschränkte und die Acanthaceen ganz außer acht ließ.

Das Material für alle Untersuchungen stammte, soweit es nicht Sämlinge betraf, aus dem Dresdner Botanischen Garten. Von Boehmeria nivea waren einige Freilandbeete mit mehrjährigen Stauden vorhanden. Der Boden war dort von lehmiger Beschaffenheit und enthielt etwa 2 % Karbonate. Ficus elastica und Pellionia Davauana waren in den Warmhäusern des Gartens reichlich vertreten. Hier enthielt der Boden etwa 0,4 % Karbonate. Für die Versuche mit Keimlingen erhielt ich Samen von Boehmeria nivea durch die Zweigstelle für Gartenkultur des Ägyptischen Ministeriums für Ackerbau in Giza[1]), während diejenigen der Urtica-Arten aus dem Dresdner Botanischen Garten stammten. Samen von Ficus elastica wurden von der Firma Albert Schenkel in Hamburg bezogen. Wenn keine besonderen experimentellen Absichten vorlagen, erfolgte die Aussaat bei allen Arten auf einen Boden, der aus einer Mischung von Sand und Lauberde bestand und etwa 0,3 % Karbonate enthielt. Boehmeria nivea keimte regelmäßig etwa 10 Tage nach der Aussaat, die Urtica-Arten 2—3 Tage und Ficus elastica etwa 4 Wochen[2]).

A. Boehmeria nivea.

Cystolithen sind nur in der oberen Epidermis vorhanden, dort aber reichlich. In ausgewachsenen Blättern von großen, im Dresdner Botanischen Garten stehenden Stauden wurden 30—50 pro qmm gezählt. Wedell (1854) und Chareyre haben sie abgebildet. Letzterer hat auch ihre Entwicklungsgeschichte dargestellt, allerdings etwas abweichend von meinen Beobachtungen, die ich deshalb hier wiedergebe.

Die Cystolithen haben etwa kugelige Gestalt und sind mit meist langem und dünnem Stiel an der Außenseite angeheftet. Der Stiel läßt sich auch an mit Säure entkalkten Cystolithen nur bis zur Ansatzstelle des Körpers verfolgen. Nur bei Anwendung von Pektinreagentien (Rutheniumrot, Methylenblau) ist er als stärker roter bzw. violetter Strang

1) Der Zweigstelle danke ich hierdurch für die Zusendung der Samen herzlich.

2) Herrn Garteninspektor Richter danke ich für Unterstützung in gärtnerischen Fragen.

bis zur Mitte des schwächer gefärbten Körpers zu erkennen (Fig. 1). Bei Cystolithen von ausgewachsenen, derben, stark besonnten Blättern ist der Stiel oft kürzer und dicker (Fig. 2). Wie bei den Cystolithen der meisten Urticaceen ist auch hier der vollständig ausgebildete Cystolithenkörper von einer Kieselhülle umgeben, so daß in Aschenbildern selbst nach Säurebehandlung die Cystolithenformen vollständig erhalten bleiben (vgl. Werner, 1931).

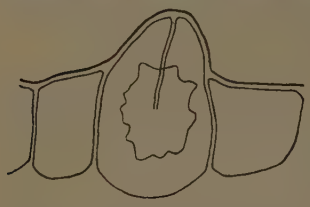


Fig. 1. Boehmeria nivea. Cystolith, Verlauf des Stieles im Körper durch Färbung mit Ruthenium rot hervortretend. (Vergr. 355.)

Die Lithocysten dringen etwas in das Palisadengewebe ein; nach außen wölben sie sich kegelförmig vor (beides stellt Chareyre für die Lithocysten ausgewachsener Blätter in Abrede). Diese Vorwölbung ist in ausgewachsenen Blättern nur schwach, in jungen stark ausgeprägt (Fig. 3).

Die Verteilung der Cystolithen auf der Blattspreite läßt einige Regelmäßigkeiten erkennen. Nur selten liegen sie auf oder direkt neben einem Blattnerven. Ist dies ausnahmsweise doch der Fall, so ist die Lithocyste, wie auch die anderen Epidermiszellen, in Richtung des Nerven etwas gestreckt. Der Cystolith paßt sich dieser Streckung an und zeigt dementsprechend in der Aufsicht eine ovale Form. Mit zunehmender Entfernung von den Blattnerven nähern sich die Cystolithen der Kugelform und nehmen an Größe zu. Daher kommt es auch, daß in der Nähe der Basis der Blattspreite, wo zwischen den breiten Hauptnerven nur wenig Raum für das Blattgewebe ist, die Cystolithen seltener und kleiner und alle in Richtung der Nerven mehr oder weniger gestreckt sind, während die größten und schönsten regelmäßig in der Nähe des Blattrandes und besonders der Spitze zu finden sind. Bezüglich der Zahl konnte ich bei Pflanzen von sehr kalkreichen Böden allerdings insofern eine Ausnahme feststellen, als in ihnen manchmal gerade an der Basis der Blattspreiten zwischen den Hauptnerven eine außerordentlich große Anzahl (bis zu 140 pro qmm) sehr kleiner Cystolithen vorhanden waren.

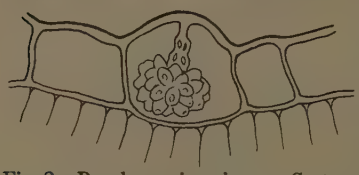


Fig. 2. Boehmeria nivea. Cystolith aus einem alten Blatte. (Vergr. 215.)

Diese Verteilung bei Boehmeria nivea darf nicht für alle Urticaceen verallgemeinert werden. Bei Urtica-Arten z. B. war sie

ganz anders. Hier waren gerade in der Nähe der Blattbasis die größten Cystolithen zu finden.

Die Cystolithen werden zum großen Teil schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium des Blattes angelegt. Bereits in ganz

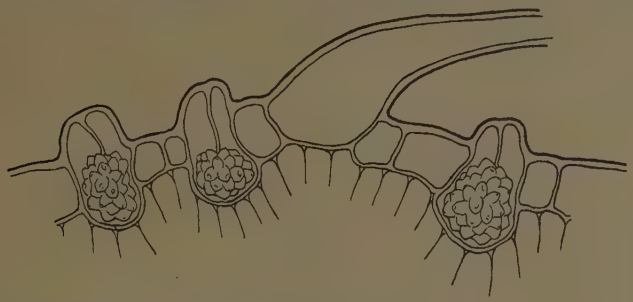


Fig. 3. Boehmeria nivea. Cystolithen aus einem jungen, erst 20 mm langen Blatte. (Vergr. 215.)

jungen Blattanlagen sind sie deutlich ausgebildet. Ihre Anfangsstadien lassen sich in den jüngsten Blättern von großen Pflanzen nur schwer feststellen, da hier der dichte Haarfilz der jungen Blätter störend wirkt.

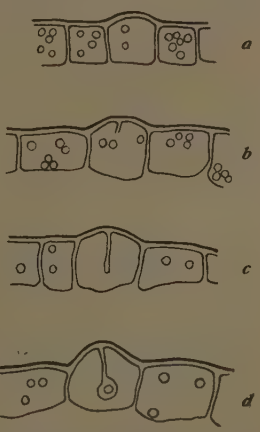


Fig. 4. Boehmeria nivea. Entwicklungsstadien aus sich eben entfaltenden Keimblättern. (Vergr. 355.)

Sehr klare Einblicke in ihre Entwicklungsgeschichte erhält man dagegen an Keimpflanzen. Schon die Keimblätter enthalten reichlich Cystolithen. Untersucht man sie nun zu der Zeit, wo sie sich gerade entfalten, so erhält man in Querschnitten Entwicklungszustände, wie sie Fig. 4 zeigt. Die Epidermiszellen sind dann noch teilweise mit Fetttröpfchen gefüllt und es ist auffällig, daß diese aus den Lithocysten eher verschwinden, als aus den anderen Epidermiszellen.

Eigenartigerweise gibt Chareyre an, daß die Samen aller von ihm untersuchten Urticaceen ausschließlich Aleuronkörner als Reservestoff enthielten, in denen je ein Globoid vorhanden sei. Da in den Globoiden Kalzium enthalten sein soll, schreibt er den Samen der Urticaceen einen hohen Kalziumgehalt zu, der zum Teil für die früh-

zeitige Cystolithenbildung Verwendung finden könnte. Von einem so selbstverständlichen Vorhandensein der Aleuronkörner kann aber gar keine Rede sein. Sie sind vielmehr bei Boehmeria nivea und auch bei Urtica Dodartii und U. pilulifera gegenüber anderen Reservestoffen durchaus in der Minderzahl vorhanden. Die Hauptmasse wird durch fettes Öl gebildet, was übrigens auch bei Wehmer (1929) für die Samen von Urtica pilulifera als wesentlicher Bestandteil an-

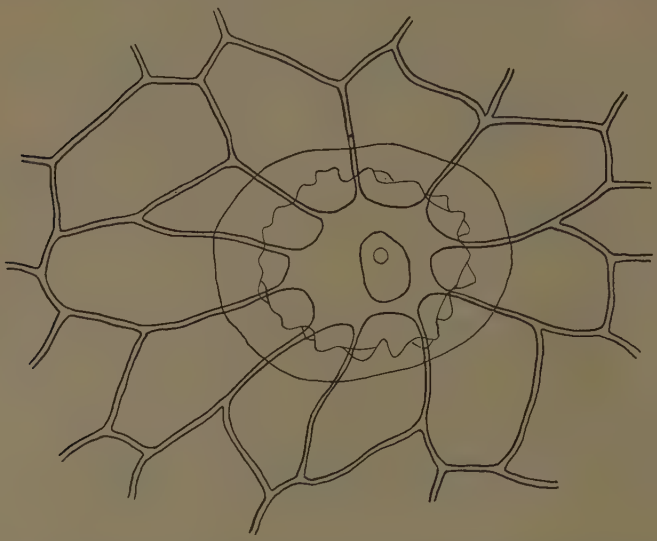


Fig. 5. Ficus elastica. Stück aus der oberen Epidermis des dritten Blattes eines Keimlings. Die Lithocyste ist zum Teil unter die Epidermiszellen versenkt. (Vergr. 215.)

gegeben wird. Nimmt man an, daß die Globoide in den Aleuronkörnern die Hauptmenge des Kalziums im Samen enthalten, so wäre es trotz meiner Richtigstellung denkbar, daß dieses Kalzium zum großen Teil bei der Bildung der Cystolithenstiele Verwendung findet, denn die Stiele zeigen auch schon in diesem frühen Stadium eine Pektinreaktion und enthalten mithin wahrscheinlich Kalziumpektat. Außerdem sprechen aber meine Untersuchungen dafür, daß das in den Lithocysten vorhandene Fett beim Aufbau des Cystolithen-Zellulosegerüstes irgendwie Verwendung findet und deshalb rascher aufgebraucht wird, als in den anderen Epidermiszellen.

B. Ficus elastica.

Der Bau der Cystolithen älterer Pflanzen ist hinlänglich bekannt. In mancher Hinsicht abweichend und bisher meines Wissens auch noch nicht beschrieben sind aber die Verhältnisse beim Keimpflänzchen. Gerade dank dieser Abweichungen eignen sich die Ficus-Keimlinge aber sehr gut für gewisse Untersuchungen. Charakteristisch für die ersten 4—5 Blättchen ist besonders die einschichtige, großzellige Epidermis, deren Zellwände noch nicht verkieselt sind. Cystolithen sind — im Gegensatz zu älteren Pflanzen — schon kurz nach der Entfaltung eines Blattes vollständig ausgebildet und auch in den Keimblättern zahlreich vorhanden. Allerdings erscheinen sie nicht ganz so frühzeitig wie bei Boehmeria nivea. Sie sind kugelig; der Stiel ist kürzer als bei der späteren Form und geht von einer scheibenförmigen Verdickung der Außenwand aus, ähnlich wie es Linsbauer (1930) für Ficus venosa abbildet. Die Lithocyste ragt weit in das Mesophyll hinein; an die Oberfläche tritt sie lediglich mit der kleinen Cystolithenscheibe, so daß im Flächenbild die benachbarten Epidermiszellen die Lithocysten zum größten Teil überdecken (Fig. 5). Bemerkenswert ist weiterhin, daß die an älteren Pflanzen seltenen Cystolithen der Blattunterseite in den ersten Blättchen häufiger als die der Oberseite sind. Erst etwa vom 8. Blatt an verschiebt sich das Verhältnis zugunsten der Oberseite.

Für Cystolithenuntersuchungen sind die zarte Epidermis und die oberflächliche Lage der Cystolithen von großem Vorteil. Besonders zum Zählen der Cystolithen und für Plasmolyseversuche war es nur notwendig, die Blätter kurze Zeit unter der Wasserstrahlpumpe zu entlüften; sie boten dann vorzügliche Flächenbilder.

IV. Hauptversuche.

Bei der physiologischen Erforschung der Cystolithen treten von allein folgende zwei Hauptfragen in den Vordergrund:

1. Von welchen Faktoren ist die Ausbildung der Cystolithen abhängig?
2. Durch welche Faktoren wird eine Auflösung und Schrumpfung der Cystolithen verursacht?

A. Ausbildung der Cystolithen.

1. Kalkfreie Aufzucht aus Samen.

Es ist ja schon a priori anzunehmen, daß Form und Größe der Cystolithen von der Menge des Kalziums abhängig sind, welches der Pflanze zur Verfügung steht. Bei Mangel an Ca ist zu erwarten, daß

die $CaCO_3$-Inkrustation in den Cystolithen weniger stark ist und daß infolgedessen ihr Lichtbrechungsvermögen weniger hervortritt. Es ist auch wahrscheinlich, daß Hand in Hand mit der geringeren Kalkablagerung der Umfang des Zellulosegerüstes und damit die Cystolithengröße geringer ist.

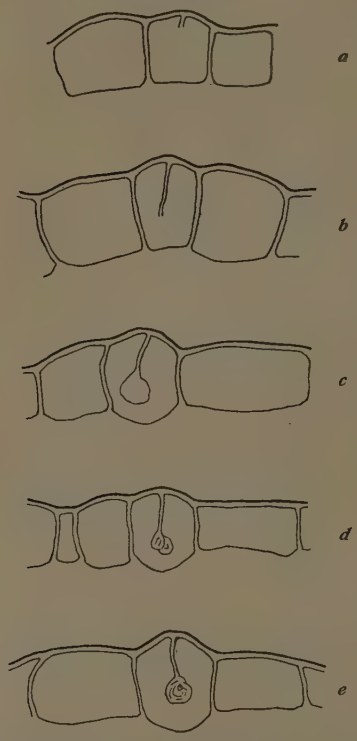


Fig. 6. Boehmeria nivea. Entwicklungs- (*a*, *b*) und Endstadien (*c*—*e*) aus Keimblättern bei kalkfreier Aufzucht. (Vergr. 355.)

Die Art dieser Baumabweichungen wurde an Keimpflanzen von Boehmeria nivea und Ficus elastica festgestellt, die teils auf Filtrierpapier, teils auf gereinigtem Quarzsand mit destilliertem Wasser gezogen wurden.

Die Keimlinge von Boehmeria nivea entwickelten sich zunächst rasch bis zur völligen Entfaltung der Keimblätter, die nahezu die gleiche Größe annahmen wie bei normal ernährten Pflanzen. Dann trat Stillstand des Wachstums ein und nach 4—6 Wochen gingen die Pflanzen zugrunde.

Es bedeutet keinen Mangel, daß infolgedessen nur die Keimblätter auf Cystolithen untersucht werden konnten, denn diese unterscheiden sich, wie durch Vergleiche an normal ernährten Pflanzen festgestellt wurde, nicht von denen der späteren Blätter.

Bei dieser kalkfreien Aufzucht war es nicht möglich, die Cystolithenbildung vollständig zu unterdrücken. Die Anfangsstadien der Entwicklung entsprachen durchaus denen der normal ernährten Pflanzen. Bei 3—4 Tage alten Keimblättern machten sich aber Unterschiede geltend. Die Cystolithen schwollen zwar noch etwas an, jedoch bei weitem nicht zur normalen Größe. Es kam auch nicht zu der charakteristischen Warzenbildung. Schließlich wurden Endstadien erreicht, wie sie Fig. 6 *c*, *d* und *e* wiedergeben. Wesentlich ist, daß sich auch in diesen unvollkommen ausgebildeten Cystolithen nach Zugabe von Salzsäure oder Schwefelsäure — und zwar mit stark verdünnter ($^1/_{20}$ n) genau so wie mit fast konzentrierter — eine Verringerung des Lichtbrechungsvermögens

feststellen ließ, was auf eine schwache Ca-Inkrustation schließen läßt. Allerdings zeigte sich niemals CO_2-Entwicklung oder Gipsabscheidung. Aber schon Kohl hat darauf hingewiesen, daß geringe Kalziumkarbonatmengen mit Säure manchmal keine sichtbare CO_2-Entwicklung geben, und das Ausbleiben der Gipsabscheidung beim Nachweis kleiner Kalziummengen mit Schwefelsäure ist ja bekannt. Wenn sich also auch das Kalzium hier dem direkten Nachweis entzogen hat, so halte ich es doch für wahrscheinlich, daß geringe Mengen vorhanden sind, die aus dem Samenvorrat — vielleicht aus den Globoiden — stammen müßten.

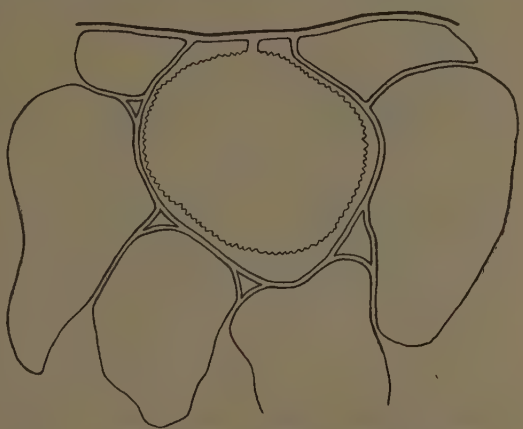


Fig. 7. Urtica Dodartii. Cystolith aus einem Keimblatte, 1 Woche nach der Keimung, gewöhnliche Erde, gut beleuchtet. (Vergr. 215.)

Die kalkfreie Aufzucht von Ficus elastica ergab ganz ähnliche Resultate. Es bildeten sich sehr kleine Cystolithen, welche die Lithocyste bei weitem nicht ausfüllten. Die Abnahme des Lichtbrechungsvermögens bei Behandlung mit Säuren trat hier weniger deutlich hervor als bei Boehmeria nivea, die Cystolithen schienen also nahezu kalkfrei zu sein.

Mit Chareyres Ergebnissen, die dieser an Urtica-Arten und an Cannabis sativa erhielt, stimmen meine Beobachtungen fast vollständig überein. Nur spricht Chareyre die Cystolithen der kalkfreien Kulturen in allen Fällen für völlig kalkfrei an.

Zu anderen Resultaten kommt Berg bei seinen Kulturversuchen mit Urtica und anderen Arten. Seine bei Kalkmangel aufgezogenen Keimlinge zeigen Cystolithen, die zwar kalkfrei sind, aber ein umfangreiches, deutlich geschichtetes Zellulosegerüst besitzen. Diese kalkfreien Cystolithen erreichen nahezu die Größe der normalen. Hieraus ginge also hervor, daß durch Kalziummangel die Ausbildung des Zellulosegerüstes so gut wie gar nicht gehemmt und nur die Kalkinkrustation unterbunden wird. Da die Möglichkeit vorhanden war, daß sich die

von Berg benutzten Arten anders verhielten als Boehmeria nivea und Ficus elastica, stellte ich eine Nachprüfung an den von Berg benutzten Urtica Dodartii und U. pilulifera an. Ich konnte jedoch seine Ergebnisse nicht bestätigen, sondern fand eine weitgehende Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen an Boehmeria nivea. Ein Vergleich der beiden in Fig. 7 und 8 dargestellten Cystolithen zeigt, daß bei kalkfreier Aufzucht auch bei den Urtica-Arten die Ausbildung des Zellulosegerüstes stark hinter der normalen zurückbleibt.

Fig. 8. Urtica Dodartii. Cystolith aus einem Keimblatte, 4 Wochen nach der Keimung, Filtrierpapier mit dest. Wasser, gut beleuchtet. (Vergr. 215.)

2. Kulturen mit abgestuftem Kalkgehalt.

Um festzustellen, inwieweit die Zahl der gebildeten Cystolithen vom Kalkgehalt des Bodens abhängig ist, wurden Keimpflanzen von Boehmeria nivea und Ficus elastica auf Böden mit verschieden hohem Kalziumgehalt gezogen. Hierzu diente ein vorbereiteter natürlicher Boden, dem verschieden große Mengen Kalkmergel zugesetzt waren.

Boehmeria nivea: Ein Raumteil Torf wurde mit einem Raumteil Sand vermengt, der vorher mit starker Salzsäure gewaschen, mit destilliertem Wasser mehrmals nachgewaschen und schließlich getrocknet worden war. Diese Grundmischung hatte einen Karbonatgehalt von 0,03%, welcher aus dem Torf stammte. Hierzu wurde nun Kalkmergel in steigendem Maße so zugesetzt, daß der Kalkgehalt der Böden eine geometrische Reihe mit dem Quotienten 1,5 darstellte. Der Kalkgehalt wurde mit einem Passonschen Kalkmesser nachgeprüft. Ich erhielt auf diese Weise 18 verschiedene Böden mit genau bekanntem, in der ersten Spalte der Tab. 1 angegebenem $CaCO_3$-Gehalt. Diese Böden wurden zu Beginn des Versuchs am 5. 12. 1930 mit einer modifizierten v. d. Croneschen Nährlösung durchtränkt, in der Kalziumphosphat durch primäres Natriumphosphat ersetzt und Kalziumsulfat weggelassen worden war.

Die in der zweiten Spalte verzeichneten ph-Werte wurden bei Abschluß des Kulturversuchs mit einem Chinhydron-Meßapparat nach Trénel ermittelt. Sie geben also die Bodenazidität zur Zeit der Aberntung der Pflanzen wieder.

Die Kultur erfolgte in gewöhnlichen Blumentöpfen. Am 5. 12. 1930 wurden auf jedem Boden 15 Keimlinge, die gerade ihre Kotyledonen entfaltet hatten, zusammengepflanzt. Die Anlage des ersten Blattpaares war bei allen Pflanzen kaum sichtbar, was zu der Annahme berechtigte, daß nur ein kleiner Bruchteil der endgültigen Cystolithenzahl in der

Anlage vorhanden war. Wegen der schlechten Lichtverhältnisse im Winter wuchsen sie zunächst sehr langsam. Am 23. 1. 1931 wurden die Kulturen I—X umgepflanzt. Dabei wurden von jeder Kultur 3 Töpfe mit je 3 Pflänzchen beschickt und die restlichen vernichtet. Bei den Kulturen XI—XVII machte sich — auch später — ein Auseinanderpflanzen nicht notwendig, da die Pflanzen in diesen kalkreichen Böden nur sehr langsam wuchsen. Hierfür sind zwei Gründe verantwortlich zu machen:

1. Die später bewiesene Tatsache, daß die optimalen Bedingungen für Boehmeria nivea im sauren Bereich liegen, während die mehr als 1% $CaCO_3$ enthaltenden Böden alkalische Reaktion zeigten.
2. Die ungünstigen physikalischen Eigenschaften der kalkreichen Böden. Besonders von Kultur XIV an wurde der Boden allmählich steinhart und immer weniger porös.

Die Pflanzen wurden am 23. 1. und am 9. 3. 1931 nochmals mit der modifizierten v. d. Croneschen Nährlösung begossen und sonst mit destilliertem Wasser (I—VI) bzw. mit Leitungswasser (VII—XVIII).

Am 20. 4. wurde der Versuch abgebrochen. Die Pflanzen hatten zu dieser Zeit sehr verschiedene Größe. In I—III stieg diese von 8 auf 12 cm, von V an waren die Pflanzen wieder kleiner, von XI an nur noch 3—2 cm hoch.

Die Pflanzen in I—VIII hatten vier Blattpaare zur vollen Entwicklung gebracht. In IX und X drei und von XI an nur zwei. Die Blätter des ersten Paares waren alle gleichmäßig etwa 1 cm lang. Beim zweiten Blattpaar traten wesentliche Größenunterschiede hervor. Die Blätter von III und XVIII verhielten sich in der Länge etwa wie 2:1, in der Fläche also wie 4:1. Die größten Blätter von III und IV hatten eine Länge von 6 cm.

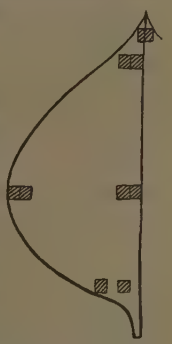


Fig. 9. (Erklärung im Text.)

Nach der Aberntung wurden zwei Pflanzen jeder Kultur zur Entfernung des Chlorophylls in Alkohol gelegt. Dann wurde von jedem Blattpaar dieser Pflanzen ein Blatt ganz oder zerstückelt als Flächenpräparat in Glyzeringelatine[1]) gelegt und die Cystolithen in bestimmten Quadraten mit dem Netzmikrometer ausgezählt. Bei 50facher Vergrößerung kamen auf jedem Blatt 9 Quadrate von 0,64 qmm Größe zur Auszählung. Die Lage der Quadrate geht aus der schematischen Fig. 9 hervor.

1) Da die Präparate wenige Tage später ausgezählt wurden, wurde der Nachteil, daß in Glyzeringelatine der Cystolithenkalk nach längerer Zeit gelöst wird, in Kauf genommen.

Tabelle 1.

Kultur	% $CaCO_3$	ph-Wert	Durchschnittliche C.-Zahl	1. Blp.	2. Blp.	3. Blp.	4. Blp.
I	0,03	4,6	12,4	9,2	14,7	12,4	13,3
II	0,05	4,6	18,4	—	17,8	19,1	18,3
III	0,08	5,3	22,4	—	23,2	19,7	23,4
IV	0,12	5,7	20,1	13,5	22,8	21,1	23,0
V	0,17	5,9	23,6	—	22,1	21,8	26,8
VI	0,27	6,3	26,0	—	24,3	24,8	28,7
VII	0,40	6,6	25,3	—	23,4	25,0	27,4
VIII	0,6	6,7	22,7	15,3	24,2	24,5	26,9
IX	0,9	7,1	26,7	—	24,8	24,7	30,6
X	1,4	7,2	28,2	—	25,9	27,7	31,0
XI	2,1	7,4	26,6	18,0	26,6	35,1	—
XII	3,1	7,4	26,3	22,9	25,2	30,9	—
XIII	4,6	7,5	28,8	24,3	29,9	32,1	—
XIV	7,0	7,6	30,4	23,6	34,8	32,7	—
XV	11,0	7,6	33,1	23,8	32,8	42,8	—
XVI	17,0	7,6	33,0	22,8	33,1	43,0	—
XVII	26,0	7,6	43,4	25,2	37,6	67,3	—
XVIII	39,0	7,7	37,0	29,1	35,9	45,9	—

Von jeder Kultur wurden also auf zweimal 2—4 Blättern je 9 Quadrate ausgezählt. Die Durchschnittszahlen in diesen 36—72 Quadraten sind in der vierten Spalte der Tab. 1 wiedergegeben. Diese Werte geben jedoch keine einwandfreien Aufschlüsse, da nicht alle von den gleichen Blattpaaren herrühren. Besser vergleichbar sind die Werte für die einzelnen Blattpaare in der 5.—8. Spalte. Besonders die Werte des ersten Blattpaares sind gut brauchbar, da hier die Blätter in allen Kulturen etwa die gleiche Größe hatten. Die Zahlen dieser Reihe sind unvollständig, da zur Zeit der Aberntung die meisten ersten Blätter der kalkarmen Kulturen bereits vertrocknet waren.

Fig. 10. (Erklärung im Text).

Ficus elastica: Die Versuchsbedingungen waren hier die gleichen. Es wurden jedoch wegen Mangels an keimfähigen Samen nur 8 verschiedene Kulturen angesetzt. Die römischen Ziffern in Tab. 2 geben denselben Kalkgehalt an wie die gleichen Ziffern in Tab. 1. Am 17. 1. 1931 wurden auf jeden Boden drei Keimlinge gesetzt. Die Pflanzen in I—XII wuchsen fast gleichmäßig, die auf den kalkarmen Böden etwas besser, alle aber sehr langsam. XIV und besonders XVII blieben stark zurück. Alle, mit Ausnahme von XVII, bildeten zwei Blätter vollständig aus. Auf jedem Blatt wurden sechs Quadrate von 0,64 qmm Größe nach dem Schema Fig. 10 ausgezählt, wobei aus jeder Kultur die beiden kräftigsten Pflanzen zur Untersuchung kamen. Die Durchschnittszahlen

aus den 12 Quadraten von Blatt 1 sind in Spalte 2, die von Blatt 2 in Spalte 3 aufgeführt.

Es zeigt sich also, daß nicht nur Größe und Kalkinkrustation der Cystolithen weitgehend vom Kalkgehalt des Nährmediums abhängig sind, sondern auch ihre Zahl. Die Zahl kann in den Pflanzen auf kalkreichen Böden so erheblich sein, daß sich benachbarte Lithocysten berühren und daß sie zusammengenommen schätzungsweise ein Viertel der ganzen Blattfläche bedecken. Es ist klar, daß in diesen Fällen die Cystolithen lediglich Exkretbehälter für den zu viel aufgenommenen Kalk sind. Aus der Tatsache, daß die Pflanzen je nach der Menge des überschüssigen Kalkes wenige oder viele solche Behälter bilden, muß man aber auch entnehmen, daß es das Kalzium ist, was direkt oder indirekt die Anlegung der Cystolithen anregt. Daraus geht nun notwendigerweise hervor, daß auch die Bildung der Cystolithenstiele in den kalkfrei aufgezogenen Keimlingen von den Spuren Kalzium abhängig sein muß, die im Samen vorhanden sind. Diese Behauptung direkt, experimentell zu beweisen, dürfte allerdings unmöglich sein.

Tabelle 2.

Kultur	Cyst.-Zahl pro 0,64 qmm in Blatt 1	Desgl. in Blatt 2
I	2,5	5,0
III	2,8	5,7
V	4,8	7,2
VII	5,0	6,4
IX	7,5	12,0
XII	7,5	12,0
XIV	8,2	11,7
XVIII	15,3	20,7 (nicht ausgewachsen)

3. Kulturen bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration.

Aus den vorhergehenden Versuchen ist nicht ersichtlich, ob die Zahl der Cystolithen nur als direkte Wirkung der Kalkmenge im Boden zu betrachten ist, oder ob sie vielleicht außerdem noch von der verschiedenen Wasserstoffionenkonzentration der Bodenlösungen abhängt. Es wäre ja denkbar, daß durch die kleine Wasserstoffzahl der kalkreichen Böden die Permeabilität für Kalzium erhöht würde und hierdurch die Überschwemmung des Pflanzenkörpers mit Kalzium noch verstärkt werden könnte.

Es wurden nun sieben Sandkulturen von Boehmeria nivea angesetzt, die bei gleichem Kalziumgehalt verschiedenen ph-Wert hatten. Sorgfältig mit Salzsäure und destilliertem Wasser gereinigter und geglühter Quarzsand wurde mit Knopscher Nährlösung getränkt, die durch

HCl und NaOH auf den gewünschten ph-Wert gebracht worden war. Als Kulturgefäße dienten paraffinierte Blumentöpfe mit glasierten Tonuntersetzern, die zur Hälfte mit Nährlösung gefüllt waren. Der Wasserverlust wurde täglich durch destilliertes Wasser ergänzt. In einzelnen Lösungen veränderte sich zunächst der ph-Wert etwas. Die hier angegebenen Werte wurden 3 Tage nach der Herstellung der Böden gemessen und veränderten sich während der zweimonatigen Versuchsdauer (bei wöchentlicher Kontrolle) um höchstens 0,3 Einheiten. Die Kultur erfolgte von der Aussaat an. Es ist klar, daß das hier angegebene Kulturverfahren mangelhaft und zur Erhaltung konstanter Wasserstoffzahlen, wie das etwa bei Anwendung fließender Wasser- oder Sandkulturen möglich wäre, ungeeignet ist. Da es mir aber auf die Feststellung des Einflusses größerer Differenzen in der Wasserstoffzahl ankam, nahm ich die kleinen Schwankungen bei meiner Methode in Kauf.

Tabelle 3.

ph	Cyst.-Zahl
3,2	—
4,2	23,4
4,6	19,1
5,7	20,1
6,4	24,7
7,7	20,6
8,2	—

Bei ph 8,2 starben die Pflanzen schon während der Keimung ab. Bei ph 3,2 gingen sie nach 3—4 Wochen zugrunde. Alle anderen Kulturen entwickelten sich in der zweimonatigen Versuchszeit sehr gut, am besten die bei ph 4,6 und 5,7. Tabelle 3 gibt die durchschnittlichen Zahlen der Cystolithen pro 0,64 qmm wieder, die aus einem Blatte des zweiten Blattpaares von zwei Pflanzen jeder Kultur berechnet wurden. Die Auszählung erfolgte wieder in je neun Quadraten nach dem Schema Fig. 9.

Das Resultat zeigt, daß bei Boehmeria nivea die Wasserstoffionenkonzentration der Nährlösung keinen Einfluß auf die Zahl der zur Ausbildung gelangenden Cystolithen hat. Vergleichende Messungen und Untersuchungen der Inkrustationsstärke ergeben außerdem, daß sich überhaupt die Mengen des ausgeschiedenen Kalziums in den Pflanzen der verschiedenen Kulturen nicht wesentlich voneinander unterscheiden.

4. Aufzucht bei Verdunkelung.

Diese Versuche wurden sowohl mit kalkhaltigen als auch mit kalkfreien Kulturen, bei völliger Verdunkelung und in einem halbdunklen Raum, durchgeführt:

a) kalkfrei, ganz verdunkelt;
b) kalkhaltig, ganz verdunkelt;
c) kalkfrei, halbdunkel;
d) kalkhaltig, halbdunkel.

Boehmeria nivea: Die verdunkelten, stark etiolierten Pflanzen zeigten auf kalkfreiem Boden in ihren sehr kleinen (1 × 2 mm), gelben Kotyledonen auch nach sechswöchiger Kultur (von der Keimung an gezählt) keinerlei Anlagen zur Cystolithenbildung, während auf kalkhaltiger Erde sehr dünne Stiele mit winzigen Köpfchen ausgebildet wurden, in denen sich jedoch kein Kalk nachweisen ließ. In den halbdunkel aufgestellten Kulturen waren die Kotyledonen der schwächer etiolierten Pflanzen etwas größer (2 × 3 mm) und gelbgrün.

Fig. 11. Boehmeria nivea. Cystolithen aus Keimblättern, 3 Wochen nach der Keimung, Quarzsand mit dest. Wasser, ungenügend beleuchtet. (Vergr. 355.)

Es war in den kalkfrei gehaltenen zur Ausbildung von sehr zarten Cystolithenstielen ohne jede Verdickung gekommen (Fig. 11). Die Pflanzen auf kalkhaltigem Boden wiesen dagegen zwar kleine, aber mit Warzen bedeckte, kalkreiche Cystolithen auf.

Ficus elastica: Hier war das Ergebnis insofern anders, als bei völliger Verdunkelung auch in den Blättern der kalkfreien Kulturen Cystolithen auftraten, die allerdings keine feststellbaren Kalkmengen enthielten und auch eine von der normalen stark abweichende Form hatten. Besonders auffallend war hierbei, daß die Lithocysten nicht in das Blattparenchym eingesenkt waren und sich überhaupt von den übrigen Epidermiszellen kaum unterschieden (Fig. 12). Die halbdunkel aufgestellten Kulturen zeigten wieder Übergangsformen zu den normal ausgebildeten Cystolithen.

Fig. 12. Ficus elastica. Cystolithen aus Keimblättern, 5 Wochen nach der Keimung, Filtrierpapier mit dest. Wasser, völlig verdunkelt. (Vergr. 215)

Auch diese Befunde weichen von denen ab, die Berg für Urtica-Arten erhielt. Andererseits stimmen sie gut mit denen Chareyres überein, gegen die sich Berg in seiner Arbeit wendet.

Eine Nachprüfung an Urtica Dodartii und U. pilulifera ergab hier wieder andere Resultate. Während Berg angibt, daß die Ausbilbung der Cystolithen durch Lichtmangel weder gehemmt noch unterbunden werde, fand ich sogar nach sechswöchiger Kultur im Dunkeln nur rudimentäre Cystolithen. Länger als 6 Wochen dürfte

aber auch Berg seine Keimlinge nicht verdunkelt gehalten haben. Nach dieser Zeit gingen sie regelmäßig ein. Bei kalkfreier Aufzucht waren zu dieser Zeit nur die Stiele vorhanden, während die Keimlinge in gewöhnlicher Erde und noch mehr bei Zusatz von Kalkmergel kleine kopfige Anschwellungen zeigten, die wahrscheinlich geringe Kalkmengen enthielten.

Zwar schränkt Berg seine Behauptung insofern etwas ein, als er feststellt, daß die Cystolithenbildung bei Verdunkelung etwas später erfolge. Diese Beobachtung kann ich bestätigen. Während gut beleuchtete Keimlinge schon bei Entfaltung der Kotyledonen Cystolithen mit kopfigen Anschwellungen aufwiesen, waren bei verdunkelten selbst nach einer Woche noch nicht einmal die Stiele fertig entwickelt, sondern größtenteils erst als kleine Stifte sichtbar (Fig. 13a). Wie weit die Cystolithen hinter den normalen in ihrer Größe zurückbleiben, zeigt wiederum ein Vergleich der Fig. 13c mit Fig. 7.

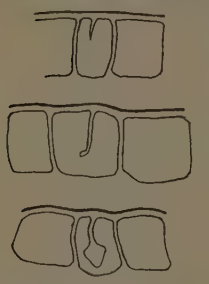


Fig. 13. Urtica Dodartii. Cystolithen aus Keimblättern. *a* 1 Woche nach der Keimung, *b* und *c* Endstadien 5 Wochen nach der Keimung, gewöhnliche Erde, völlig verdunkelt. (Vergr. 215.)

Angesichts dieser Ergebnisse sind mir diejenigen Bergs unverständlich.

Aus meinen Kulturversuchen mit Kalkmangel und mit Verdunkelung geht folgendes hervor: Durch Kalkmangel wird als direkte Wirkung die Ca-Inkrustation verhindert, was zur Folge hat, daß auch das Zellulosegerüst unvollkommen ausgebildet wird. Bei Lichtmangel ist das Resultat ähnlich: Kleine Anschwellungen mit wenig oder gar keinem Kalkgehalt, bei Boehmeria nivea sogar völliges Fehlen der Cystolithen, wenn gleichzeitig Kalkmangel herrscht. Bei Lichtmangel dürfte aber nicht das Verhalten des Kalziums die primäre Folge sein, sondern der Mangel an verfügbarer Zellulose infolge der unterbundenen CO_2-Assimilation. Hierdurch wird sekundär auch die Ablagerung von Kalziumkarbonat verhindert. Die normale Ausbildung der Cystolithen ist eben von dem reichlichen Vorhandensein beider Komponenten abhängig; fehlt die eine, so kann auch die andere nicht zur Ablagerung kommen. Daß Boehmeria nivea bei Verdunkelung unter Umständen überhaupt keine Anzeichen einer Cystolithenbildung aufwies, hängt vielleicht mit der außerordentlichen Kleinheit ihrer Samen zusammen, die natürlich auch entsprechend weniger Reservestoffe enthalten. Diese werden anscheinend alle zur Bildung des Gewebes, besonders des stark gestreckten Hypokotyls, gebraucht, so daß sogar für

die Bildung der Cystolithenstiele nicht mehr genug Substanz zur Verfügung steht.

Eine weitere Frage ist, ob Zellulose und $CaCO_3$ in zwei getrennten Vorgängen zur Ablagerung kommen, oder ob beide — wie Kohl annimmt — als eine einheitliche Verbindung niedergeschlagen werden, die sich dann spaltet. Hierauf wird unten noch näher eingegangen.

5. Kulturen bei verschiedenem Kohlendioxydgehalt der Luft.

Auch der Kohlensäure der Luft könnte man einen gewissen Einfluß auf die Stärke der Cystolithenbildung zuschreiben. Sei es, daß von ihr als Ausgangsstoff der Assimilation die Bildung von Zellulose und damit der Cystolithengerüste abhängig ist, sei es, daß die Ausscheidung von Kalziumkarbonat vom Partialdruck des Kohlendioxyds im Zellsaft beeinflußt wird.

Ich setzte Keimlinge von Boehmeria nivea und ältere Pflanzen von Ficus elastica sowohl einer CO_2-reichen als auch CO_2-armen Atmosphäre aus. Hier werden zunächst nur die Verhältnisse bei Boehmeria nivea besprochen, da nur bei dieser die Neubildung von Cystolithen verfolgt werden konnte. Für Ficus elastica wäre bei dem langsamen Wachstum dieser Pflanze in unseren Breiten eine wenigstens einjährige Versuchsdauer notwendig gewesen, um die Entwicklung neu angelegter Cystolithen zu beobachten. Es konnte deshalb hier nur das Verhalten der bereits fertigen untersucht werden, worüber unten noch zu berichten ist.

Kohlendioxydgehalt der Luft von 3—4% wirkte auf 2 cm hohe Keimlinge von Boehmeria nivea schädlich, so daß die Pflanzen nach sechswöchiger Versuchsdauer größtenteils abgestorben waren. Abweichungen in Zahl, Größe und Inkrustation der Cystolithen in den neugebildeten Blättern konnten bei einem Vergleich mit unter normalen Bedingungen aufgewachsenen nicht festgestellt werden.

Bei einem Gehalt von 0,3—0,4% wurden die Pflanzen nicht geschädigt. Nach 6 Wochen war in den neugebildeten Blättern zwar die Zahl der Cystolithen nicht wesentlich höher, wohl aber war der Durchmesser der Cystolithenkörper größer als normal. Bei je 50 Messungen an Blättern der Versuchspflanzen und der Kontrollpflanzen ergab sich eine durchschnittliche Größe von 19,9 μ bzw. 13,1 μ; d. h. der Rauminhalt der einzelnen Cystolithen war bei den Pflanzen in 0,3% Kohlensäure fast viermal größer als normal.

Aufzucht in kohlensäurefreier Atmosphäre hatte erwartungsgemäß das gegenteilige Ergebnis. Unter einer Glasglocke wurden

Samen von Boehmeria nivea in einer Atmosphäre zum Keimen gebracht, die durch Natronkalk und Kalilauge CO_2-frei gemacht worden war. Die Pflanzen starben etwa 1 Woche nach Entfaltung der Keimblätter ab. Die Cystolithen in den Keimblättern zeigten ähnliche Formen wie bei Aufzucht auf kalkfreiem Boden. Sie bestanden nur aus den am Ende keulig verdickten Stielen und waren sehr schwach mit Kalk inkrustiert.

Diese Versuche zeigen, daß das Kohlendioxyd der Luft für die Ausbildung der Cystolithen von maßgebender Bedeutung ist, allerdings in anderer Art als das Kalzium des Bodens. Während dieses nicht nur ihre Größe und Inkrustationsstärke, sondern auch ihre Zahl beeinflußt, wirkt die Luftkohlensäure fast nur auf die Größe ein. Die hier gewonnenen Resultate erinnern in mancher Beziehung an die bei den Verdunkelungsversuchen erhaltenen. Dort wurde die unvollkommene Cystolithenbildung auf den Mangel an Zellulose infolge unterbundener Assimilation zurückgeführt. Es liegt nahe, die ähnliche Wirkung des CO_2-Mangels auf die gleiche Ursache zurückzuführen. Es kann also ganz allgemein gesagt werden, daß unterbundene CO_2-Assimilation — gleichgültig, wodurch sie hervorgerufen wird — auf die Ausbildung der Cystolithen hemmend einwirkt. Durch reichliche CO_2-Zufuhr wird das Gegenteil bewirkt. Da infolge übernormaler Assimilation reichliche Zellulose gebildet werden kann, werden die Cystolithen außergewöhnlich groß.

6. Chemische Untersuchungen an der Epidermis.

Um festzustellen, ob die Bildung der Cystolithen von irgendwelchen chemischen Beziehungen zwischen den einzelnen Epidermiszellen abhängig ist, oder auf diese einwirkt, nahm ich eine Reihe mikrochemischer Untersuchungen an Keimlingen von Ficus elastica vor. Diese eignen sich hierfür sehr gut, da man infolge der langsamen Cystolithenbildung jedes beliebige Entwicklungstadium fassen kann, und es auf diese Weise möglich ist, eventuelle zeitliche Unterschiede in dem Verhalten der Epidermis festzustellen. Außerdem eignen sich die ersten Blätter, wie schon bemerkt, gut für Flächenpräparate.

a) Verteilung des Kalziums in den Epidermiszellen.

Zum Verständnis der Kalkabscheidungen in den Cystolithen erschien es mir förderlich, Klarheit über die Verteilung des gelösten Kalziums in der Epidermis zu erhalten. Besonders erschien es mir wichtig, ob Menge und Verteilung vor Beginn der Inkrustation anders waren als später, bei Vorhandensein der fertigen Cystolithen. Der Nachweis des

gelösten Kalziums erfolgte mit Oxalsäure oder Ammoniumoxalat in 5%iger Essigsäure. Kleine Blattstücke wurden darin rasch aufgekocht. Sowohl in ganz jungen Blättern, in denen nur Cystolithenstiele vorhanden waren, als auch die älteren, die kalkreiche Cystolithen führten, war in der Epidermis ganz gleichmäßig eine große Menge monokliner Kristalle von Kalziumoxalat ausgefallen. Der Zellsaft der Epidermis schien demnach überall gleich reich an gelöstem Kalzium zu sein. Diese Methode ließ also nicht den Schluß zu, daß die Inkrustation durch eine ungleich starke Kalziumkonzentration im Umkreis der Cystolithen hervorgerufen wird, oder daß sie während ihrer Ausbildung ein nennenswertes Konzentrationsgefälle zwischen den Epidermiszellen bedingt.

Auf die Möglichkeit des Vorhandenseins von Konzentrationsunterschieden wurde ich durch die Beobachtung von Werner (1931) aufmerksam gemacht, daß bei manchen Arten in einem gewissen Abstand um die Cystolithen herum ein Kranz von kleineren „Nebencystolithen" zur Ausbildung kommt. Solche Bilder könnten als Zonenbildungen im Sinne Küsters (1931) gedeutet werden. Vorbedingung solcher Zonenbildungen ist aber, daß während des Inkrustationsvorganges im Umkreis der Lithocysten eine Verarmung an gelöstem Kalzium erfolgt, also Konzentrationsdifferenzen auftreten. Diese müssen natürlich nicht notwendig zur Bildung eines Ringes von Nebencystolithen führen. Sie können sicher auch bei solchen Pflanzen auftreten, die keine Nebencystolithen haben. Angesichts der meist außerordentlich großen Kalkansammlungen in den Cystolithen ist dies sogar während des Inkrustationsvorganges sehr wahrscheinlich. Daß ich bei Ficus elastica keine Konzentrationsunterschiede nachweisen konnte, beruht vielleicht auf der Unsicherheit der mikrochemischen Methodik in quantitativer Beziehung. Es ist wohl möglich, daß geringe Unterschiede in der Kalkmenge im mikroskopischen Bild nicht hervortreten. Für eine schwächere Konzentration in den die Lithocysten umgebenden Zellen sprechen außerdem die im folgenden Kapitel beschriebenen Untersuchungen.

b) Plasmolyseversuche.

Da durch Fällungsreaktionen Konzentrationsdifferenzen des Kalziums nicht nachweisbar waren, versuchte ich, durch Plasmolyse mit Rohrzucker etwaige Unterschiede in der Gesamtkonzentration des Zellsaftes zu ermitteln, die gewisse Rückschlüsse auf die Verteilung des Kalziums zulassen konnten.

Blattstücke von etwa 2—3 mm Seitenlänge wurden unter der Wasserstrahlpumpe entlüftet, nach dem Vorbilde Fittings (1917)

2 Stunden gewässert und dann für wenigstens 4 Stunden in die Zuckerlösung gelegt. Eine so lange Zeit war notwendig, da nach meiner Erfahrung der Rohrzucker etwa 2 Stunden brauchte, um das ganze Gewebe zu durchdringen. Erst dann begann also die Einwirkung auf die am weitesten in der Mitte gelegenen Epidermiszellen. Die Zuckerlösungen wurden in Stufen mit 0,005 n Konzentrationsunterschied hergestellt. Als Grenzplasmolysewert wurde diejenige Konzentration notiert, bei der etwa die Hälfte der gewöhnlichen Epidermiszellen, bzw. mehr als die Hälfte der 4—12 an eine Lithocyste angrenzenden, plasmolysiert waren. Die Versuche wurden alle vom 15.—20. Juni 1931 an 6 Monate alten, in einem Topf zusammen kultivierten Ficus-Keimlingen durchgeführt. Es konnten nur völlig entfaltete Blättchen untersucht werden, da vorher die wellige Blattoberfläche keine einwandfreie Beobachtung zuließ. Deshalb war leider eine Untersuchung vor Beginn der Kalkinkrustation nicht durchführbar. An Blättern älterer Pflanzen, wo die Verkalkung später einsetzt, war dies auch nicht möglich, weil diese schon frühzeitig Verkieselungen in der Epidermis aufweisen, was die Untersuchung erst recht unmöglich macht. Von der beginnenden Inkrustation an bis zur fertigen Ausbildung der Cystolithen konnte aber eine lückenlose Reihe von Blättern untersucht werden. Bei allen Blättern, gleichgültig ob jung oder alt, schwankten die Plasmolysewerte der Epidermiszellen innerhalb ziemlich enger Grenzen: 0,280 n—0,305 n. Es zeigte sich nun, daß die direkt an Lithocysten angrenzenden Epidermiszellen (Tab. 4, a) einen etwas geringeren Grenzwert aufwiesen als die anderen (Tab. 4, b). An etwa gleichalten Blättern verschiedener Pflänzchen erhielt ich z. B. folgende Werte:

Tabelle 4.
(Erklärung im Text.)

a	b
0,290	0,295
0,280	0,290
0,295	0,300

Manchmal lagen die Unterschiede allerdings auch innerhalb der angewandten Konzentrationsstufen. Aber auch dann war der Prozentsatz der plasmolysierten Zellen bei den an Lithocysten angrenzenden Zellen fast stets höher als bei den anderen.

Bei älteren Blättern mit fertigen, kalkreichen Cystolithen waren diese Unterschiede geringer, zum Teil kaum einwandfrei feststellbar. Sie lagen stets innerhalb einer Konzentrationsstufe.

Die hier gefundenen, bis zu einem gewissen Grade meßbaren Konzentrationsunterschiede des Zellsaftes glaube ich wenigstens teilweise auf einen Unterschied in der Menge des gelösten Kalziums zurückführen zu dürfen. Dieser läßt sich leicht damit erklären, daß die Cystolithen, besonders während ihrer Entwicklung, aus den

umgebenden Zellen Kalzium aufnehmen, so daß um sie herum eine kalkarme Zone entsteht. Daß der Konzentrationsunterschied bei älteren Blättern kleiner ist, läßt darauf schließen, daß die fertig ausgebildeten Cystolithen dann nur noch geringe Kalkmengen aufnehmen.

Diese Untersuchungen sprechen also dafür, daß der in den Lithocysten abgelagerte Kalk zum großen Teil aus den benachbarten Epidermiszellen aufgenommen wird, deren Inhalt hierdurch vorübergehend arm an Kalk ist, oder mit anderen Worten, daß in der Epidermis ein schwaches Konzentrationsgefälle auf Kosten des Kalkes in Richtung der Lithocysten vorhanden ist, solange diese noch Kalk aufnehmen.

c) Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration in der Epidermis.

Nach den Untersuchungen von Rona und Takahashi (1913) ist die Löslichkeit des Kalziumkarbonats abhängig von der Konzentration der Bikarbonationen sowie der Wasserstoffionenkonzentration in der Lösung. Die Art dieser Abhängigkeit wird durch die folgende Formel zum Ausdruck gebracht:

$$[Ca^{\cdot\cdot}] = K \cdot \frac{h}{[HCO_3']},$$

wobei K eine von der Temperatur abhängige Konstante bedeutet.

Es ist unwahrscheinlich, daß im Epidermiszellsaft der fraglichen Pflanzen noch andere Stoffe, deren Anionen das Gleichgewicht dieser drei Komponenten wesentlich beeinflussen könnten, etwa organische Säuren, in nennenswerter Menge vorhanden sind. Die Konzentration der Bikarbonationen ist im Zellsaft so eng begrenzter Gewebepartien wie der Epidermis nicht faßbar, wohl aber bis zu einem gewissen Grade die Wasserstoffionenkonzentration. Da die Löslichkeit des Kalziumkarbonats mit steigender Wasserstoffionenkonzentration zunimmt, könnte man die spätere Ausbildung der Kalkinkrustation bei den Ficus-Cystolithen mit einem allmählichen Abnehmen der Wasserstoffionenkonzentration im Zellsaft erklären. Erst zu dem Zeitpunkt begänne dann das Kalziumkarbonat sich in den Lithocysten niederzuschlagen, wo das Verhältnis von h zu HCO_3' unter einen gewissen Wert gesunken ist. Da sich die Konzentration an Bikarbonationen im lebenden Gewebe in der normalen Entwicklung kaum wesentlich verändern dürfte, kann man annehmen, daß der Eintritt des Inkrustationsbeginnes in den Cystolithen eines Blattes in erster Linie von der Erreichung eines bestimmten ph-Wertes abhängig ist. Ich versuchte deshalb, die Wasserstoffionenkonzentration im Epidermiszellsaft verschieden alter Ficus-Blätter zu bestimmen.

Da bei einer elektrometrischen Bestimmung des Preßsaftes nur ein Durchschnittswert für den vermischten Zellsaft aus allen Gewebepartien des Blattes erhalten wird und außerdem geronnener Milchsaft und Kieselinkrustation bei der Gewinnung des Preßsaftes sehr störend wirken, entschied ich mich für eine kolorimetrische Bestimmungsmethode. Unter den vielen empfohlenen Färbungsverfahren mit Indikatoren scheint mir die von Small (1929) angegebene „Range Indicator Method" am zuverlässigsten zu sein.

Nach dieser Methode und mit Hilfe der von Small benutzten Indikatoren wurden Blattquerschnitte von Ficus elastica vital gefärbt. Es stellte sich dabei heraus, daß die Farbstoffe gerade von den Epidermiszellen mit sehr unterschiedlicher Stärke aufgenommen wurden, so daß die Färbungen zum Teil sehr schwer sichtbar waren. Besonders der „gelbe" Ton mancher Indikatoren erschien oft als vollkommen farblos; eine Erscheinung, die auch Small erwähnt. Eine weitere Schwierigkeit beeinflußt die Brauchbarkeit von Azobenzol-α-Naphthylamin, welches für den bei Ficus elastica in Frage kommenden ph-Bereich unentbehrlich war. Dieser Indikator färbt die Zellwände sehr stark, wodurch natürlich die Färbung des Zellsaftes verändert werden kann. Es waren deshalb hier nur ganz dünne Schnitte verwendbar, bei denen sich durch Vergleich der unverletzten Zellen mit verletzten, die keinen Zellsaft mehr enthielten, die Farbe ziemlich einwandfrei feststellen ließ.

Ich ging in der Weise vor, daß ich von einer Pflanze jeweils die Mittelpartie des jüngsten, noch von der Stipularscheide umschlossenen Blattes sowie des vorhergehenden untersuchte. Von den älteren Blättern kam dann von oben nach unten jedes zweite zur Verwendung.

Ich sehe davon ab, die Ergebnisse in tabellarischer Form wiederzugeben, wie das Small mit seinen Messungen getan hat. Die auftretenden Farbunterschiede sind meist so vielfältig, daß ihre Wiedergabe in abgekürzter Form leicht zu einer gezwungenen Schematisierung führen kann.

Als Versuchsobjekt standen mir 15 Monate alte Sämlinge von 20—30 cm Höhe mit je 9—12 Blättern und ältere Pflanzen von ca. 1 m Höhe mit 15—18 Blättern zur Verfügung. Die meisten Messungen wurden im März und April 1932 durchgeführt.

Im Hinblick auf die oben wiedergegebenen theoretischen Erwägungen muß als wesentlichstes Resultat gebucht werden, daß sich eine Abnahme der Azidität des Zellsaftes mit zunehmendem Alter der Blätter nicht hat feststellen lassen. Fast immer lag ph zwischen 4,0 und 4,4. Leider lassen sich in diesem Bereich genauere Werte nach

der Methode Smalls nicht feststellen. Allerdings schien es mir besonders bei den Sämlingen, in denen die allmähliche Vergrößerung und Verkalkung der Cystolithen sehr gleichmäßig verlief, als ob in den jüngsten Blättern der ph-Wert näher bei 4,0 läge, während er in den älteren annähernd 4,4 war.

Diese Schätzung verliert aber durch folgende Beobachtung noch an Wert: Die Epidermis der älteren Blätter mit fertigen, kalkreichen Cystolithen zeigte keine einheitliche Reaktion, sondern große lokale Unterschiede, die annähernd bis zu 3,0 Stufen betrugen. Dabei waren stets die Lithocysten Zentren einer alkalischen Reaktion. Phenolrot gab hier eine rote Färbung des Zellsaftes, was auf ph > 7,0 hindeutet. Das ist zunächst nicht überraschend, da ja in den Lithocysten das auch gelöst vorhandene Kalziumkarbonat und -bikarbonat infolge hydrolytischer Spaltung die Wasserstoffionenkonzentration herabdrücken muß. Überraschend ist aber die weitere Beobachtung, daß diese niedrigere Wasserstoffzahl nicht auf die Lithocysten beschränkt bleibt, sondern auch auf die umgebenden Epidermiszellen übergreift.

Mit Phenolrot wurden nämlich auch die direkt angrenzenden Zellen rot gefärbt, so daß also auch hier noch ph über 7,0 liegt. Mit anderen Indikatoren ließ sich ein deutliches allmähliches Steigen der Wasserstoffzahl mit zunehmender Entfernung von der Lithocyste nachweisen. Besonders geeignet war hierfür Azobenzol-α-Naphthylamin. Mit diesem Farbstoff wurden die Lithocysten gelb gefärbt; die gleiche Färbung nahm auch noch der Zellsaft der im Umkreis befindlichen Zellen bis zu einer Entfernung von 3—4 Zelldurchmessern an. Erst von da an machte das Gelb einem Gelbrot und schließlich in einer Entfernung von 5—6 Zelldurchmessern einem deutlichen Rot Platz. Die gelbe Farbe von Azobenzol-α-Naphthylamin entspricht einem ph von mehr als 4,8; die rote von weniger als 4,4. Ähnliche Farbumschläge, nur entsprechend dem Umschlagsbereich des jeweiligen Indikators iu verschiedener Entfernung von der Lithocyste erhielt ich auch mit Bromkresolpurpur, Methylrot, Bromkresolgrün und Bromthymolblau. Bromphenolblau zeigte keine deutlichen Übergänge, da hier der Umschlagsbereich (ph 3,4—4,0) außerhalb der gefundenen ph-Werte liegt. Diäthylrot gab überhaupt keine Färbung; dieser Farbstoff wurde von den Epidermiszellen kaum aufgenommen.

In dem die Lithocysten umgebenden Palisadengewebe waren ähnliche Unterschiede nicht einwandfrei festzustellen, da der reichliche Chlorophyllgehalt die Beobachtung zu unsicher gestaltete. Es scheint

aber, als ob dessen Reaktion unabhängig von etwa benachbarten Lithocysten sei. Das Schwammparenchym, welches einer ph-Messung besser zugänglich ist, hat einheitlich ph 4,0—4,4.

Die Erscheinung, daß fertig ausgebildete, kalkreiche Cystolithen Ausbreitungszentren für eine verminderte Wasserstoffionenkonzentration sind, die durch mehrere Zellschichten hindurch wirksam sind, kann unter Umständen die Azidität der gesamten Epidermis beeinflussen. Sind nämlich in der Epidermis sehr viele Cystolithen vorhanden, so besteht die Möglichkeit, daß sich die Einflußzonen benachbarter Cystolithen berühren oder überschneiden und hierdurch die Mehrzahl oder alle Epidermiszellen in den Wirkungsbereich der Cystolithen kommen. Es ist dann schwer oder überhaupt unmöglich, denjenigen ph-Wert festzustellen, der ohne den Einfluß der Cystolithen besteht. Darauf ist es vielleicht zurückzuführen, daß mir in vielen Fällen der ph-Wert in den älteren Blättern etwas höher erschien als in den jüngeren. Es besteht hier also die Gefahr, daß man eine Wirkung der Kalkinkrustation für deren Ursache hält.

Schließlich muß noch erwähnt werden, daß ich diese Ergebnisse nur an Sämlingen erhielt. Die von mir untersuchten älteren Pflanzen führten im Frühjahr 1932 aus mir unbekannt gebliebenen Gründen mehr oder weniger unvollkommene Cystolithen, was sich in folgenden Merkmalen äußerte: geringe Größe, Hervortreten der Schichtung infolge Kalkarmut, manchmal sogar völlige Kalkfreiheit der peripheren Partien, seltener Bräunung und Schrumpfung. An diesen Objekten war der ph-Wert in jungen und alten Blättern gleichmäßig etwa 4,0, vielleicht sogar noch etwas niedriger, und zwischen den Lithocysten und den gewöhnlichen Epidermiszellen war keinerlei Unterschied zu beobachten. Der, wenn auch in geringerer Menge vorhandene, Cystolithenkalk hatte also hier eigenartigerweise keine sichtbare Wirkung auf die Reaktion des Zellsaftes. Man kann dieses Verhalten damit erklären, daß unbekannte physiologische Ursachen eine stärkere Azidität des Zellsaftes hervorgerufen haben, die ihrerseits wiederum Ursache für die teilweise Lösung des Cystolithenkalkes war. Immerhin bleibt die gleichmäßige Wasserstoffzahl in Lithocysten und gewöhnlichen Epidermiszellen angesichts der oben beschriebenen Ergebnisse auffällig.

Die am Schlusse dieses Kapitels wiedergegebenen Untersuchungen haben zum Teil wenig mit den Bildungsbedingungen der Cystolithen zu tun und berühren schon Fragen, die das Verhalten der fertig aus-

gebildeten Cystolithen betreffen. Ihre Behandlung an dieser Stelle war aber für eine geschlossene Darstellung der Rolle der Wasserstoffionen angebracht.

7. Besprechung der Ergebnisse aus Abschnitt A.

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Untersuchungen haben gezeigt, daß Zahl und Ausbildung der Cystolithen durch Änderung der Außenbedingungen weitgehend beeinflußt werden können. Besonders die Beeinflussung der Bildung bzw. der Aufnahme von Stoffen, die regelmäßige Bestandteile der Cystolithen sind — Zellulose und Kalk —, ruft deutliche Wirkungen hervor. So sind Größe und Zahl direkt abhängig von der Menge des aufgenommenen Kalkes, und auch erhöhte Assimilation in CO_2-reicher Atmosphäre bewirkt die Bildung außergewöhnlich großer Cystolithen. Fehlt Kalzium im Nährmedium vollkommen, oder wird die Assimilation durch Verdunkelung oder CO_2-Mangel vollkommen unterbunden, so kommt es in beiden Fällen ganz gleichartig nur zur Ausbildung der Cystolithenstiele mit kleinen, kopfigen Anschwellungen. Das Fehlen der einen Komponente verhindert also gleichzeitig auch die Ablagerung der anderen. Zellulose und Kalziumkarbonat stehen demnach wahrscheinlich in normalen Cystolithen stets in einem gewissen, nicht näher ermittelten und vielleicht auch innerhalb bestimmter Grenzen schwankenden Mengenverhältnis. Bei Mangel der einen Komponente erfolgt das Wachstum nur so lange, wie noch genügend Stoff zur Erreichung des Mengenverhältnisses vorhanden ist.

Das hier Gesagte gilt jedoch nur für den Cystolithenkörper und nicht für den Stiel. Dieser kommt fast immer zur Ausbildung, auch dann, wenn die eine Komponente auf ein Minimum herabgedrückt wird. Allerdings zeigte sich bei Boehmeria nivea wenigstens insofern eine Abhängigkeit, als bei Verhinderung von Assimilation und Kalkaufnahme die Stiele nicht zur Ausbildung kamen. Daß — abgesehen von dieser Ausnahme — Kalkmangel des Nährmediums niemals einen deutlichen Einfluß auf die Bildung des Stieles ausübt, liegt vielleicht daran, daß ja eine höhere Pflanze niemals ganz kalkfrei gezogen werden kann. Besonders bei Keimlingen ist es nicht ausgeschlossen, daß der Kalkvorrat der Samen die Bildung der Cystolithenstiele ermöglicht. Auch die kleinen kopfigen Anschwellungen, die bei kalkfreier Kultur häufig an den Stielenden zu beobachten sind, können unter Mitwirkung dieses Kalziums entstanden sein. Es erscheint mir das um so wahrscheinlicher, als ja umgekehrt durch reichliche Kalkgaben die

Zahl der Cystolithen vergrößert werden kann. Die Anlegung der Stiele — denn diese entstehen ja stets zuerst — geht also in diesem Falle ohne Zweifel auf das Vorhandensein reichlicher Kalziummengen in den Blättern zurück. Ich bin deshalb der Meinung, daß die Cystolithen der Urticaceen und Moraceen ihre Entstehung einer direkten oder indirekten Wirkung des Kalziums verdanken, auch dann, wenn sich bei kalkfreier Aufzucht der Pflanzen in ihnen bzw. in ihren Stielen kein Kalzium nachweisen läßt. Die Menge des in den Blättern vorhandenen Kalziums ist dabei maßgebend für die Zahl der zur Ausbildung kommenden Cystolithen, während ihre Größe außerdem noch von der Menge der zur Verfügung stehenden Kohlehydrate abhängig ist. Sehr großer Mangel an Assimilaten (verdunkelte Keimlinge von Boehmeria nivea, deren Samen wenige Reservestoffe haben!) kann sogar bei gleichzeitigem Kalkmangel die Cystolithenbildung völlig unterdrücken. In welcher Form das Kalzium wirkt, ist freilich ganz unbestimmt. Es ist naheliegend, zunächst mit Kohl an eine Kohlehydrat-Kalzium-Verbindung zu denken, die sich bei der Ablagerung in die beiden Komponenten spaltet. Nach Untersuchungen von Kostytschew und V. Berg (1929) soll aber Kalzium in der Pflanze überhaupt nirgends organisch gebunden vorkommen. Es käme deshalb nur eine adsorptive Bindung von Kalziumionen an Kohlehydrate in Frage. Bei der Ablagerung müßten dann noch Karbonationen aufgenommen werden. Wenn auch ein solcher Vorgang für die Bildung des Cystolithenkörpers mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann, so ist jedoch noch nicht gesagt, daß er auch schon zur Anlegung des Stieles führt. Die Tatsache, daß der Stiel in seiner chemischen Beschaffenheit meist stark vom Körper abweicht, sowie die Erscheinung, daß er häufig schon lange vor Bildung des Körpers, also zeitlich sehr weit von ihm getrennt, fertig angelegt wird (Ficus elastica), lassen die Möglichkeit zu, daß hier auch der Vorgang der Bildung ein grundlegend anderer ist. Ob etwa eine lockere Bindung von Kalzium an Pektinsäuren die Veranlassung zur Bildung gibt, oder ob lediglich eine „Reizwirkung" des Kalziums vorliegt, bleibt dahingestellt.

Die auffällig späte Bildung des Cystolithenkörpers bei Ficus-Arten hat nach meinen mikrochemischen Untersuchungen ihre Ursache jedenfalls nicht in einer zunächst absolut geringen Konzentration von Kalzium in den Blättern, wie das Stahl (s. o.) angenommen hat. Es ist vielmehr schon in jungen Blättern reichlich Kalzium in gelöster Form vorhanden. Da ein allgemeiner Rückgang der Wasserstoffionenkonzentration in der Epidermis zur Zeit der beginnenden Inkrustation auch

nicht als Ursache in Frage kommt, so scheint mir der Vorgang durch Veränderungen ausgelöst zu werden, die im wesentlichen auf die Lithocysten beschränkt sind.

Mit der Zurückführung der Erscheinung auf die Lithocysten wird sie aber zu einem Sonderfall der Frage nach der ganz allgemeinen Ursache der Kalkanhäufung in Lithocysten. Hierüber läßt sich freilich nichts Bestimmtes aussagen, wie ja überhaupt die Ursache der Anhäufung von Sekreten in Idioblasten noch ungeklärt ist. Bei den Lithocysten und anderen Idioblasten dürfte die Ursache vielleicht in der Ausbildung eines Donnan-Gleichgewichtes zwischen dem Sekretbehälter und den umgebenden Zellen zu suchen sein. Eine in der Lithocyste vorhandene, negativ geladene, kolloidgelöste Verbindung könnte Ca-Ionen in die Lithocyste hineinziehen. Die Beobachtungen bei Plasmolyseversuchen an Ficus elastica, die ein Konzentrationsgefälle in Richtung der Lithocysten wahrscheinlich machen, können in diesem Sinne gedeutet werden.

Die großen zeitlichen Verschiedenheiten im Beginn des Inkrustationsvorganges ließen sich dann damit erklären, daß die Bedingungen für die Ausbildung eines Donnan-Gleichgewichtes teils sehr früh (Boehmeria), teils erst nach Entfaltung des Blattes (Ficus) geschaffen werden. Diese Hypothesen bedeuten allerdings nur ein Hinausschieben des Problems und keine Lösung.

B. Veränderungen an fertig ausgebildeten Cystolithen.

Hierher gehören vor allen Dingen die Entkalkungen und Schrumpfungen, die besonders an Ficus-Arten verschiedentlich beobachtet worden sind. Beide Erscheinungen sind am häufigsten in alten, herbstlich gefärbten und absterbenden Blättern. Sie wurden schon von Kohl beschrieben, der deshalb die Cystolithen als Reservestoffträger ansieht. Und bis jetzt ist ja auch allgemein die Anschauung verbreitet, daß der gelöste Kalk im Stoffwechsel der Pflanze eine notwendige Rolle spielt.

Durch die im folgenden beschriebenen Versuche sollte festgestellt werden, ob eine Veränderung der Cystolithen auch experimentell hervorgerufen werden kann. Es wurden dabei die drei Faktoren willkürlich verändert, die auch für die Ausbildung der Cystolithen als maßgebend erkannt worden waren:

Kalziumgehalt des Nährmediums,
CO_2-Gehalt der Luft,
Licht.

1. Verminderter Kalziumgehalt des Nährmediums.

Das Verhalten fertig ausgebildeter Cystolithen unter diesen Umständen wurde besonders an Wasserkulturen verfolgt.

1. Boehmeria niveau: Ca. 10 cm lange Sproßstücke von kräftigen Pflanzen wurden in gewöhnlichem Sand zum Bewurzeln gebracht und diese Stecklinge nach sorgfältiger Entfernung des anhaftenden Sandes in 1,8 l fassende weithalsige Gläser mit verschiedenen Nährlösungen gebracht. Es wurden folgende Kulturen angesetzt:

a) Nährlösung nach v. d. Crone,
b) Destilliertes Wasser ohne Nährsalze,
c) Nährlösung nach v. d. Crone ohne Kalziumsalze ($CaSO_4$), $Ca_3(PO_4)_2$, statt dessen NaH_2PO_4.

Der Versuch lief vom 18. 7.—18. 9. 1930. In dieser Zeit wurden die Nährlösungen viermal erneuert. Die Kulturen entwickelten sich folgendermaßen:

a) In v. d. Cronescher Nährlösung (6 Pflanzen): Wurzelsystem: sehr kräftig und dicht; Wurzeln ziemlich kurz und dick, stark verzweigt. Sproß: kräftig wachsend (ca. 20—30 cm in 7 Wochen), Blätter gesund.
b) In destilliertem Wasser (4 Pflanzen): Wurzelsystem: kräftig, aber weniger dicht; Wurzeln sehr lang und dünn, fadenförmig, wenig verzweigt. Sproß: weniger gut wachsend (10—15 cm), Blätter zarter, etwas chlorotisch.
c) In v. d. Cronescher Nährlösung ohne Kalksalze (8 Pflanzen): Wurzelsystem: bald absterbend, faulend, keine neuen Wurzeln. Sproß: wenig wachsend (4—7 cm), 4 Pflanzen vor Abschluß des Versuches ganz abgestorben. Die Blätter werden in der Reihenfolge von unten nach oben gelb, vertrocknen und fallen ab.

Cystolithenausbildung:

a) Durchaus normal, kalkreich.
b) In den schon vorher vorhandenen Blättern auch nach Beendigung des Versuches normal, kalkreich und überhaupt nicht verändert. In den während der Versuchszeit ausgebildeten Blättern kleiner, die Lithocysten nicht ausfüllend, aber mit deutlichen Warzen und mit Kalk inkrustiert.
c) In den vorher vorhandenen Blättern, bei beginnendem Gelbwerden, zum Teil schon nach 5 Wochen, geschrumpft und kalkfrei (Fig. 14 und 15). Der Stiel ist besonders an der Ansatzstelle des Cystolithenkörpers geschrumpft. Die Herauslösung des Kalkes erfolgt

von außen fortschreitend nach innen. Das wird besonders an Cystolithen deutlich, die im Innern noch eine kugelige, mit Kalk inkrustierte Zone aufweisen (Fig. 16). Diese Stadien finden sich häufig auch noch in fast ganz vertrockneten Blättern vor, die nach dem Abfallen untersucht worden waren. Es scheinen also bei Boehmeria nivea durch die beschriebenen kalkfreien Wasserkulturen Verhältnisse geschaffen worden zu sein, die nur sehr wenig jenseits der Fällungsgrenze von $CaCO_3$ liegen.

Fig. 14.

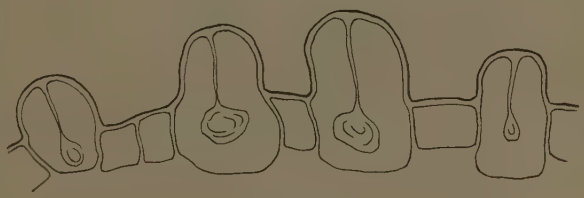


Fig. 15.

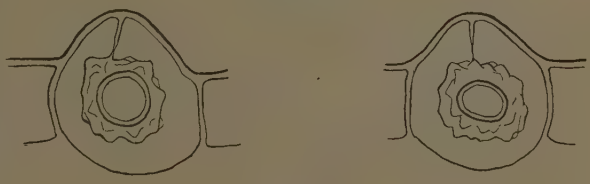


Fig. 16.

Fig. 14—16. Boehmeria nivea. Schrumpfungen an Cystolithen, alte Blätter, kalkfreie Wasserkultur, 7—8 Wochen nach Versuchsbeginn. (Vergr. 355.)

Es ist noch bemerkenswert, daß ich an diesen kalkarmen Cystolithen niemals so deutliche Schichtungen wahrnehmen konnte, wie dies Berg für seine Objekte angibt. Diese Schichtung darf also keineswegs als einziges Kriterium für Kalkarmut benutzt werden. Bei Boehmeria nivea war sie wohl nicht sichtbar, weil hier — wie übrigens bei zahlreichen Urticaceen — die Cystolithen von einer Kieselhülle umschlossen sind.

In den während der Versuchszeit ausgebildeten Blättern fanden sich ebenfalls kalkfreie Cystolithen, die aber niemals den Eindruck einer Schrumpfung oder nachträglichen Herauslösung von Kalk machten. Sie ähnelten vielmehr in ihrer gleichmäßigen Ausbildung sehr den Cystolithen, die oben von kalkfrei aufgezogenen Sämlingen beschrieben worden waren (Fig. 17 und 18).

Am 4. 9. 1930 wurden zwei Pflanzen aus Kultur c), deren ausgewachsene Blätter noch nicht alle abgefallen waren, in eine frische, normale, kalkhaltige Nährlösung versetzt. Zu diesem Zeitpunkt enthielten die ausgewachsenen Blätter geschrumpfte, meist ganz kalkfreie Cystolithen, die den in Fig. 15 abgebildeten ähnelten. Der Erfolg dieser Veränderung war schon am 18. 9. festzustellen: Die Cystolithen hatten ein strafferes Aussehen, die Stiele waren wieder etwa gleichmäßig dick, Kalkinkrustationen waren allerdings noch nicht festzustellen. Doch auch diese wurden in der folgenden Zeit noch deutlich. Am 28. 9., wo leider das letzte dieser Blätter abfiel, war in den meisten Cystolithen mit Salzsäure eine CO_2-Entwicklung zu beobachten, einige zeigten auch wieder deutliche Warzenbildung.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 17. u. 18. Boehmeria nivea. Kalkfrei angelegte, nicht geschrumpfte Cystolithen aus sehr jungen Blättern. (Vergr. 355.)

Diese Versuche wurden im Februar und März 1932 wiederholt, da die Ergebnisse den Befunden Bergs widersprechen. Die Resultate dieser zweiten Versuchsreihe bestätigten jedoch die der ersten in allen Stücken. Ein Erklärungsversuch für die abweichenden Angaben Bergs wird weiter unten gegeben.

2. Pellionia Daveauana: Stecklinge dieser Pflanze wurden vom 19. 8. 1930 an in der gleichen Zusammensetzung gezogen, wie sie für Boehmeria nivea benutzt worden war. Da sie in destilliertem Wasser kaum wuchsen, konnte dessen Wirkung auf die Cystolithen nicht verfolgt werden. Die Wirkung der kalkfreien Nährlösung war nicht ganz die gleiche wie bei Boehmeria nivea: Nur die Cystolithen der jüngsten Blätter zeigten am 30. 9. Kalkarmut und schwache Schrumpfungserscheinungen. Da bei Pellionia genau so wie bei Boehmeria die hier spindelförmigen Cystolithen zum Teil schon sehr zeitig angelegt werden, ist es nicht sicher, ob es sich hierbei um nachträgliche Entkalkung oder von Anfang an kalkarme Ausbildung handelt.

Letzteres halte ich für wahrscheinlicher. Übrigens waren an diesen kalkarmen Cystolithen die von Berg angegebenen Schichtungen zu beobachten.

Beschränken wir uns zunächst auf Boehmeria nivea, so sind die hier gewonnenen Resultate in mehrfacher Hinsicht interessant. Aus Kultur b) (dest. Wasser) ist ersichtlich, daß Kalkmangel bei Abwesenheit anderer Stoffe nicht auf die Zusammensetzung bereits vorhandener einwirkt, sondern nur das Wachstum neu entstehender Cystolithen hemmend beeinflußt. Es muß also im Zellsaft der alten Lithocysten für Kalziumkarbonat und -bikarbonat ein Zustand der Sättigung bestehen, sodaß festes Karbonat nicht in Lösung geht. Berg kommt bei dem gleichen Versuch mit Pilea grandifolia, Ficus carica und einigen Acanthaceen gerade zu entgegengesetzten Ergebnissen. Er konstatiert Lösung in den alten Blättern und normale Anlage in den jungen, woraus er schließt, daß das Kalziumkarbonat der alten Blätter bei Kalkmangel zur Neubildung der Cystolithen in den jungen „mobilisiert“ werde.

Wie ist es nun zu erklären, daß Berg zu so ganz anderen Resultaten gekommen ist? Natürlich besteht die Möglichkeit, daß sich Boehmeria nivea anders verhält als Bergs Versuchspflanzen. Besonders in bezug auf Ficus carica erscheint mir das durchaus wahrscheinlich, da ja zwischen beiden Arten schon ein starker zeitlicher Unterschied der Cystolithenbildung besteht und außerdem die Lösung des Cystolithenkalkes bei dieser Pflanze nichts Außergewöhnliches ist. Diese Lösung tritt dann ein, wenn die Blätter beginnen abzusterben. Da nun Berg die Lösung des Kalkes bei seinen Versuchspflanzen an den untersten Blättern beobachtet hat, die unter den abnormen Bedingungen bald absterben, so neige ich dazu, diesen Fall mit dem normalen Lösungsvorgang im Herbst auf eine Stufe zu stellen und in ihm lediglich einen durch den Nährstoffmangel veranlaßten Teil der allgemeinen pathologischen Erscheinungen anzusehen, der auf unbekannten physiologischen Veränderungen, vielleicht auch nur auf einer verstärkten Azidität des Zellsaftes beruht. Es bleibt dahingestellt, ob in diesem speziellen Falle der Mangel an aufgenommenem Kalk noch beschleunigend auf den Lösungsvorgang einwirkt. Die Annahme, daß der Kalk aus den Cystolithen der unteren Blätter zum Zwecke der Inkrustation der Cystolithen der oberen gelöst werde, ist jedenfalls durchaus nicht bewiesen, besonders im Hinblick auf meine Resultate bei Boehmeria. Außerdem ist es unwahrscheinlich, daß aus absterbenden Blättern nennenswerte Mengen gelösten Kalkes in den Sproß zurückgeführt werden.

Kultur c) (kalkfreie Nährlösung) zeigt demgegenüber, daß Kalkmangel bei Anwesenheit der anderen Nährstoffe nicht nur für die ganze Pflanze schädlich ist — eine Erfahrung, die allgemein bekannt ist —, sondern auch auf die bereits vorher vorhandenen Cystolithen einwirkt. Der Zellsaft der Lithocysten muß sich daher in dem Sinne verändert haben, daß er in bezug auf die Kalziumkarbonate nicht mehr gesättigt ist; denn nur dann kann ja $CaCO_3$ in Lösung gehen. Immerhin scheint aber der Zellsaft nur unwesentlich von dieser Löslichkeitsgrenze entfernt zu sein, denn es finden sich ja häufig Cystolithen, deren Kern noch mit $CaCO_3$ inkrustiert ist.

Daß nach Zurückführung von Pflanzen aus Kultur c) in normale, kalkhaltige Nährlösung eine neuerliche Straffung und Kalkanreicherung erfolgt, beweist, daß die Lithocysten nicht abgestorben und durchaus noch funktionsfähig waren. Es spricht dies gegen die Annahme Bergs, daß Schrumpfung der Cystolithen eine postmortale Erscheinung sei.

Bei Pellionia Daveauana scheint der für Kalziumkarbonate ungesättigte Zustand des Zellsaftes weniger leicht zu entstehen. In kalkfreier Nährlösung erfolgt keine oder doch nur eine unvollständige Lösung des abgelagerten Kalkes.

Es erhebt sich nun die Frage, durch welche Veränderungen der Zellsaft in einen für $CaCO_3$ ungesättigten Zustand übergeht. Es ist unwahrscheinlich, daß lediglich die Konzentration der Ca-Ionen durch den Kalziummangel der Nährlösung unter die Sättigungsgrenze herabgesetzt worden ist und die Änderung anderer Faktoren auf den Vorgang keinen Einfluß hat; denn dann müßten ja die in destilliertem Wasser gezogenen Pflanzen ebenfalls eine Auflösung ihrer Cystolithen zeigen. Die Auflösung muß also irgendwie mit den anderen pathologischen Erscheinungen verkoppelt sein. Über die Art dieser Verkoppelung lassen sich vorläufig nur theoretische Erwägungen anstellen, die an das anknüpfen, was in Kapitel A, 6 c) über die Löslichkeit des Kalziumkarbonats und ihre Abhängigkeit von der Konzentration der $H^{\cdot}$- und HCO_3'-Ionen gesagt worden ist.

Es ist demnach wahrscheinlich, daß hier das Gleichgewicht zwischen $Ca^{\cdot\cdot}$-, $H^{\cdot}$- und HCO_3'-Ionen des Zellsaftes in dem Sinne gestört worden ist, daß nun die Lösung in bezug auf $Ca^{\cdot\cdot}$-Ionen nicht mehr gesättigt ist, d. h. es muß sich jetzt das Verhältnis der $H^{\cdot}$-Ionenkonzentration zu der HCO_3'-Ionenkonzentration zugunsten der ersteren verschoben haben. Dieser Erklärungsversuch betrifft natürlich nur die Kalkinkrustation und nicht die Schrumpfung der Zelluloseskeletts. Diese Schrumpfung ließe sich ja mit dem Fehlen der stützenden Kalkmassen erklären,

welches bewirkt, daß das lockere Skelett mehr oder weniger zusammenfällt. Hiergegen muß aber eingewandt werden, daß doch normale Cystolithen eine dichte Kieselhülle besitzen, die gegen Veraschung und Säurebehandlung vollkommen resistent ist und deshalb eigentlich die Zelluloselamellen vor einem Zusammensinken bewahren müßte. Es zeigt sich nun, daß mit den beschriebenen pathologischen Veränderungen an den Cystolithen auch eine zum Teil vollkommene Auflösung dieser Kieselpanzer verbunden war, so daß bei Veraschung und nachfolgender Säurebehandlung nichts oder nur ein geringer Rest zurückblieb. Die Frage nach der Ursache dieser SiO_2-Lösung vermag ich nicht zu beantworten. Es zeigt sich aber hier, daß außer den auf den Kalk einwirkenden Faktoren noch andere — unbekannte — mitwirken.

2. Versuche mit Verdunkelung.

Es wurden von Boehmeria nivea und Ficus elastica sowohl einzelne ausgewachsene Blätter als auch ganze Pflanzen verdunkelt. Zu Beginn des Versuches waren in den betreffenden Blättern stets normale, kalkreiche Cystolithen vorhanden. Die Resulate waren verschieden und nicht einheitlich:

1. Boehmeria nivea: Einzelne mit Stanniol oder schwarzem Papier verdunkelte Blätter fielen regelmäßig schon nach 1—2 Tagen ab. Nach dieser kurzen Zeit zeigten die Cystolithen keinerlei Veränderungen, obwohl die Blätter zum Teil gelb und vertrocknet waren.

Anders lagen die Dinge bei vollständiger Verdunkelung, die an 3 Monate alten Pflanzen vorgenommen wurde. Diese warfen nach etwa einer Woche auch den größten Teil ihrer Blätter ab; einige Blätter jedoch, besonders an den kleinen Blattachselsprossen, blieben bis zu 6 Wochen an der Pflanze. Sie zeigten sich nach dieser Zeit äußerlich kaum verändert und waren noch vollständig grün. Auch junge, während der Versuchszeit entstandene, etiolierte Blättchen, die allerdings noch klein (5—6 mm) und noch nicht völlig entfaltet waren, konnten nach 6 Wochen untersucht werden.

Nach dieser Versuchszeit waren in den älteren Blättchen der Blattachselsprosse deutliche Schrumpfungen der Cystolithen zu beobachten, die allerdings nicht so stark waren wie die auf Fig. 14 und 15 dargestellten. Der Kalk war noch nicht ganz herausgelöst und auch die Warzen nur zum Teil verschwunden. Es ist bemerkenswert, daß diese Veränderungen innerhalb der ersten 4 Wochen überhaupt nicht auftraten. Erst im Laufe der 5. Woche machten sich Anzeichen einer beginnenden Schrumpfung geltend. Es ist deshalb anzunehmen, daß

die bei Abschluß des Versuchs beobachteten Zustände nur Übergangsstadien dieses Schrumpfungsprozesses darstellten, der vielleicht zu völliger Entkalkung geführt hätte, wenn die Blätter noch längere Zeit an der Pflanze geblieben wären.

Deutlicher war die Einwirkung der Dunkelheit — wie ja nach den in Abschnitt A beschriebenen Versuchen erwartet werden mußte — in den neugebildeten, etiolierten Blättern der Sproßenden. Es waren nur am Ende keulenförmig verdickte Stiele gebildet worden, die denen auf Fig. 6 ähnelten. Die Lithocysten zeigten dagegen die für junge Blätter normale Form, wie sie Fig. 3 wiedergibt.

2. Ficus elastica: Sowohl einzelne Blätter als auch ganze Pflanzen (einjährige Sämlinge von 10—20 cm Höhe) vertrugen hier eine Verdunkelung viel länger, bis zu 4 Monaten. Das Resultat war hier insofern uneinheitlich, als selbst bei gleichlanger Verdunkelung und ähnlichen äußeren Bedingungen bei manchen Pflanzen in den verdunkelten Blättern die Cystolithen unverändert blieben, während bei anderen die Cystolithen teilweise oder auch ganz entkalkt waren, so daß das Zellulosegerüst mit seinen bekannten Eigenarten deutlich hervortrat. Wesentlich ist hierbei jedoch, daß in mehreren verdunkelten Blättern einer Pflanze die Cystolithen stets übereinstimmend unverändert bzw. verändert waren. Die Verschiedenheit der Resultate erklärt sich also nicht aus einem etwaigen verschiedenen Alter der Blätter, sondern muß in einer verschiedenen Reaktionsweise der Pflanzen zu suchen sein.

Man könnte nun aus diesen Befunden bei Ficus elastica schließen, daß Verdunkelung nicht immer auf den Zustand der Cystolithen einwirken muß. Die folgenden Beobachtungen über den Zeitpunkt des Lösungsbeginns in den verschiedenen Pflanzen lassen aber diese Folgerungen nicht als notwendig erscheinen: Die Lösung des Kalkes begann nämlich in keinem Falle eher als 8—9 Wochen nach Versuchsbeginn. Die Cystolithen von Ficus elastica reagieren also überhaupt sehr langsam auf Verdunkelung. Auch nach 3 und und 4 Monaten fand ich noch Pflanzen, in denen die Entkalkung der Cystolithen eben erst begonnen hatte. Es ist also durchaus möglich, daß auch diejenigen Pflanzen, die nach 4 Monaten noch keine Veränderung der Cystolithen zeigten, doch nach einiger Zeit noch dahin gekommen wären, wenn die betreffenden Blätter nicht vorher abgestorben wären. Meine Ficus-Pflanzen besaßen in bezug auf die Zeit des Auftretens einer pathologischen Veränderung des Zellsaftes, welche die Lösung des Cystolithenkalkes verursachte, eine starke Modifikationsbreite. Das ist jedoch nicht gleichbedeutend mit einer mehr oder weniger

großen Widerstandsfähigkeit der Blätter gegen dauernde Verdunkelung. Vielmehr fand ich Pflanzen, deren Blätter nach 8—10 Wochen abstarben, ohne daß die Lösung des Kalkes eingetreten war. Die Blätter anderer Pflanzen wiederum zeigten um diese Zeit schon Lösungserscheinungen und blieben trotzdem nahezu 4 Monate am Leben.

Aus allen Verdunkelungsversuchen geht hervor, daß dauernde Dunkelheit auf den Zustand fertig ausgebildeter Cystolithen im allgemeinen sichtbar wirken kann, wenn sie lange genug anhält. Die Unterbindung der Assimilation dürfte dabei genau so wenig die direkte Ursache für die Veränderung sein, wie Kalkmangel in der Nährlösung. Vielmehr glaube ich, daß auch hier der Vorgang mit anderen pathologischen Veränderungen verkoppelt ist und vielleicht auf erhöhte Azidität des Zellsaftes zurückgeführt werden sollte.

3. Versuche bei verschiedenem Kohlensäuregehalt der Luft.

Eine ca. 80 cm hohe Ficus-Pflanze und mehrere halbjährige Pflänzchen wurden 7 Wochen lang einer Atmosphäre mit 2—3 % CO_2 ausgesetzt. Das Wachstum der großen Pflanze war zunächst stärker als unter normalen Verhältnissen; in der letzten Woche litt sie dagegen merklich Die kleinen Pflanzen kümmerten von Anfang an.

Eine Veränderung der Cystolithen war bei keiner Pflanze festzustellen. Die Luftkohlensäure wirkt also auf den Zustand der bereits vorhandenen Cystolithen nicht ein.

4. Besprechung der Ergebnisse aus Abschnitt B.

Die Angaben Chareyres und Kohls, daß bei Licht- und Kalkmangel nicht nur die Bildung neuer Cystolithen, sondern auch der Zustand der fertig angelegten beeinflußt werde, konnte durch die im vorstehenden geschilderten Versuche bestätigt werden. Allerdings liegen die Dinge komplizierter, als die beiden Autoren annahmen. Besonders die Wirkung des Kalkmangels hat man ja seit Chareyre als eine direkte angesehen. Ein Mangel an physiologisch wirksamem Kalzium in der Pflanze infolge Kalkarmut des Nährmediums sollte die Lösung des Kalkes aus den Cystolithen veranlassen, die also dabei gewissermaßen als Reservestoffträger fungierten. Da ich fand, daß Kalkmangel des Nährmediums nicht unbedingt Kalklösung nach sich ziehen muß (dest. Wasser!), führe ich diese auf andere Ursachen zurück. Theoretische Erwägungen machen es wahrscheinlich, daß eine Vergrößerung der Wasserstoffionenkonzentration im Zellsaft dabei wirksam ist, die noch von anderen Faktoren als lediglich Kalkarmut abhängig

sein muß. Hierfür spricht auch die Beobachtung, daß äußerlich gesund aussehende Pflanzen, die unvollkommene und kalkarme Cystolithen hatten, einen niedrigeren ph-Wert ($<4{,}0$) aufwiesen (vgl. Kap. A, 6c). Ich glaube deshalb, daß die verschiedensten äußeren und inneren Faktoren wie Kalkarmut, Lichtmangel, Alterserscheinungen usw. im Gefolge einer großen Zahl von physiologischen Veränderungen auch eine Erhöhung der Wasserstoffzahl bewirken können, die ihrerseits schließlich die Lösung des Cystolithenkalkes hervorruft. Übrigens bringt Berg die Lösungserscheinungen, die er bei Stickstoffmangel beobachtete, auf ganz ähnliche Weise mit den allgemeinen Stoffwechselstörungen in Verbindung. Meist äußern sich diese Veränderungen in pathologischer Form, sie müssen dies aber nicht, wie die Schrumpfungen in gesunden Ficus-Pflanzen gezeigt haben.

V. Die Funktion der Cystolithen.

Als Abschluß dieser Arbeit soll versucht werden, aus den gewonnenen Resultaten Schlüsse auf die Funktion der Cystolithen zu ziehen. Unter den bisherigen Erklärungsversuchen können wir folgende drei Richtungen unterscheiden:

1. Reine Speicherorgane (Kohl),
2. Exkretions- und Speicherorgane (besonders Haberlandt),
3. Reine Exkretionsorgane (Jakovljevitc, nur für Borraginoideen).

Von diesen braucht die erste nicht mehr erörtert zu werden, da sie durch keinerlei Tatsachen gestützt wird. Es dürfte als gewiß anzusehen sein, daß die Cystolithen wenigstens zum Teil Exkretbehälter sind. Hierfür spricht, daß sich ihre Größe und Zahl nach der im Boden befindlichen Kalkmenge richten und daß sie in den weitaus meisten Fällen beim Blattfall mit von der Pflanze entfernt werden, ohne daß sie vorher irgendwelche Veränderungen erlitten hätten. An Reservestoffbehälter für Kalk kann also nur in den wenigen Fällen gedacht werden, wo eine Wiederauflösung des Cystolithenkalkes erfolgt. Dann liegt es natürlich nahe, diese als regulatorischen Vorgang etwa in der Weise zu betrachten, daß ein Teil oder auch der ganze Cystolithenkalk gelöst wird, wenn die Ca-Konzentration in Plasma oder Zellsaft abnimmt. Da sich in meinen Versuchen für eine solche Regulation der Ca-Konzentration aber keine sicheren Anhaltspunkte finden lassen konnten, glaube ich, daß etwas derartiges im allgemeinen nicht stattfindet und die Kalklösung lediglich eine nebensächliche Begleiterscheinung anderer, meist pathologischer Veränderungen ist und keine wesent-

liche Rolle in der Lebenstätigkeit der Pflanze spielt. Gerade die Beobachtung, daß sie im Gefolge pathologischer Prozesse auftritt (Versuche mit Boehmeria nivea und Ficus elastica, herbstliche Entleerung bei Ficus carica), spricht meines Erachtens für diese Erklärung. Denn würde z. B. bei Ficus carica tatsächlich, wie Chareyre, Kohl und wohl auch Haberlandt meinen, der Cystolithenkalk im Herbst in Stamm und Äste zurückgeführt, so wäre bestimmt für die ungeheuren Kalkmengen, die vorher in den Millionen Cystolithen der großen Blätter aufgespeichert waren, überhaupt kein Platz vorhanden, ganz abgesehen davon, daß die Notwendigkeit der Speicherung so großer Kalkmengen nicht einzusehen ist. Ich sehe deshalb in den Cystolithen der von mir untersuchten Urticaceen und Moraceen lediglich Exkretbehälter für überflüssigen Kalk, ebenso wie das Jakovljevitc für Borraginoideen wahrscheinlich gemacht hat. Dabei bleibt natürlich immer noch die Möglichkeit offen, daß in Einzelfällen ein ähnlicher Funktionswechsel eintritt, wie Linsbauer für einige Vertreter der Acanthaceen bewiesen hat. Sollten ähnliche Vorgänge auch bei Urticales gefunden werden, so dürften sie jedoch hier niemals für alle Arten verallgemeinert werden und bedürften bei jeder einzelnen Art der Bestätigung. Es ist übrigens bezeichnend, daß der von Linsbauer gefundene Funktionswechsel von Sekretzelle zu Sklereide im Stengelmark festgestellt worden ist und niemals in Organen, die periodisch abgeworfen werden. Bei Urticaceen und Moraceen kommen aber Cystolithen nur in Blättern vor.

Schließlich wäre noch zu überlegen, ob die Cystolithen außer den erörterten Funktionen noch irgendeine andere Bedeutung haben. Es war auf Seite 28 dargelegt worden, daß sie auf ihre Umgebung im Sinne einer allgemeinen Erniedrigung der Wasserstoffionenkonzentration wirken, die sich unter Umständen auf alle Epidermiszellen erstrecken kann. Es fragt sich nun, ob dieser Wirkung eine physiologische Bedeutung zukommt und ob bei ihrem Fehlen die Pflanze leidet. Ohne Zweifel besitzt ja die Epidermis durch die Anwesenheit der Cystolithen eine große potentielle Alkalität, die gegebenenfalls bei einer abnormen Ansäuerung als Puffer wirken kann. Außer ihren Eigenschaften als Exkretbehälter könnten also die Cystolithen auch noch als Puffer gegen zu starke Azidität Bedeutung haben. Folgende Gründe lassen aber den Wert dieser Wirkung sehr gering erscheinen: Erstens konnte an älteren Ficus-Pflanzen gezeigt werden, daß unter Umständen die Epidermis mitsamt den Lithocysten von einer hohen Wasserstoffionenkonzentration (ph $<4{,}0$) geradezu überschwemmt wird, ohne

daß die Pflanzen hierunter sichtbar leiden. Zweitens zeigten die starken Unterschiede im ph Wert der Epidermiszellen (ph 4,0 bis über 7,0), daß eine konstante Wasserstoffzahl im Zellsaft höherer Pflanzen anscheinend überhaupt nicht so wesentlich ist, wie etwa in den Körperflüssigkeiten der höheren Tiere. Beobachtungen von Ruhland und Wetzel (1925) an Begonia semperflorens haben das auch wahrscheinlich gemacht.

Es bleibt also die Aufgabe der Cystolithen bei der Kalkreinigung als einzige Funktion übrig, die durch Beobachtungen und Versuche sichergestellt ist. Alle anderen Annahmen werden durch keinerlei Tatsachen gestützt.

Die weitere Frage, warum die cystolithenführenden Pflanzen so außergewöhnlich große Kalkmengen ablagern, auch dann, wenn ihnen im Nährmedium nur verschwindend wenig zur Verfügung steht (Mischung aus gleichen Teilen Torf und kalkfreiem Sand), ist freilich noch ganz ungeklärt.

IV. Zusammenfassung.

Kalkmangel beeinflußt die Bildung der Cystolithen in Keimpflanzen von Boehmeria nivea, Urtica Dodartii, U. pilulifera und Ficus elastica sehr stark. Es kommt lediglich zur Ausbildung des Stieles mit einer kleinen kopfigen Anschwellung. Ähnliche Bildungsabweichungen wurden in jungen, während der Versuchszeit neugebildeten Blättern von Boehmeria-Stecklingen gefunden, die in kalkfreier Nährlösung gezogen worden waren.

Auch die Zahl der Cystolithen auf der Blattspreite ist bei Boehmeria nivea und Ficus elastica abhängig vom Kalkgehalt des Bodens.

Die Wasserstoffionenkonzentration des Nährmediums ist für Ausbildung und Zahl der Cystolithen bei Boehmeria nivea nicht maßgebend.

Andauernde Verdunkelung der Keimlinge hat die gleiche Wirkung wie Kalkmangel. Durch Kalkmangel und Verdunkelung konnte bei Boehmeria nivea die Cystolithenbildung sogar vollständig unterdrückt werden. Bei den anderen Versuchspflanzen gelang dies allerdings nicht.

Eine Erhöhung des Kohlendioxydgehaltes der Luft um das Zehnfache bewirkte bei Boehmeria nivea insofern eine Veränderung, als die Cystolithen hierdurch außergewöhnlich groß wurden. Ihre Zahl wurde dagegen nicht beeinflußt. Umgekehrt

wurden in CO_2-freier Atmosphäre nur rudimentäre Cystolithen gebildet, die den bei Kalk- oder Lichtmangel entstandenen ähnelten.

Die Untersuchungen über die Bildungsbedingungen machen es wahrscheinlich, daß die beiden Hauptbestandteile — Zellulose und Kalk — in normalen Cystolithen stets in einem, innerhalb enger Grenzen schwankenden, Mengenverhältnis stehen und daß bei Mangel der einen Komponente das Wachstum nur solange erfolgt, als von ihr noch genügend Stoff zur Erreichung des Mengenverhältnisses vorhanden ist. Der Ausgangsstoff für die Ablagerung des Cystolithenkörpers wird deshalb in einer kolloid gelösten Kohlehydratverbindung gesehen, die Kalzium in adsorptiver Bindung enthält.

Für den Stiel haben diese Beziehungen keine Gültigkeit, denn dessen Bildung wird durch äußere Einflüsse wenig modifiziert. Auch hat er stets eine vom Körper abweichende chemische Zusammensetzung, in welcher Pektinstoffe eine größere Rolle spielen.

Plasmolyseversuche an der Epidermis junger Blätter von Ficus-Keimlingen zeigten in den die Lithocyste umgebenden Zellen eine geringere Zellsaftkonzentration, die im Sinne eines Konzentrationsgefälles an gelöstem Kalzium in Richtung der Lithocysten gedeutet werden kann. Der mikrochemische Nachweis des gelösten Kalziums in der Epidermis gab allerdings hierfür keine Anhaltspunkte.

Bestimmungen der Wasserstoffionenkonzentration im Zellsaft der Epidermis von Ficus elastica nach der Methode von Small ergaben für den Zeitpunkt und den Verlauf der Kalkinkrustation keine deutliche Abhängigkeit von der Wasserstoffzahl des Zellsaftes. Es zeigte sich jedoch, daß umgekehrt fertig ausgebildete Cystolithen in älteren Blättern die Reaktion des Epidermiszellsaftes stark beeinflussen können, so daß örtliche Differenzen (4,0—7,0) auftreten.

Auch Veränderungen an fertig ausgebildeten Cystolithen konnten durch Kalk- und Lichtmangel in vielen Fällen hervorgerufen werden. Sie bestanden in einer allmählichen Lösung des Kalkes und meist auch in einer gleich darauffolgenden Schrumpfung des Zelluloseskeletts. Diese Prozesse begannen allerdings erst nach längerer Versuchszeit, manchmal erst nach mehreren Monaten.

Durch Wasserkulturen wurde nachgewiesen, daß bei Boehmeria nivea Kalkmangel auf den Zustand fertiger Cystolithen nicht direkt einwirkt, sondern daß die Lösung des Cystolithenkalkes eine sekundäre Folge ist, die mit anderen, pathologischen, Veränderungen des Zellsaftes in Zusammenhang steht.

Lösung und Schrumpfung der Cystolithen sind jedoch nicht als postmortale Erscheinungen anzusehen, denn sie konnten bei Boehmeria nivea durch Versetzen in eine normale, kalkhaltige Nährlösung wieder rückgängig gemacht werden.

Als Hauptursache für die Lösung des Kalkes wird eine Erhöhung der Wasserstoffzahl im Zellsaft der Epidermiszellen und Lithocysten angesehen.

Auch bei den Lösungsprozessen, die an Ficus elastica und Boehmeria nivea durch Verdunkelung hervorgerufen worden waren, sowie bei solchen im normalen Entwicklungsgang von Ficus elastica und bei der herbstlichen Kalklösung in Ficus carica wird eine Erhöhung der Wasserstoffzahl als direkte Ursache angenommen, die auch in einem Falle mit der Methode Smalls festgestellt werden konnte.

Die Ursache der Schrumpfung des Zelluloseskelettes sowie andere Veränderungen, z. B. Lösung der Verkieselungen, sind unbekannt.

Die Cystolithen der Urticales werden daher als reine Exkretbehälter angesprochen und ihre Funktion dementsprechend ausschließlich in der Aufnahme von überschüssigem Kalk gesehen.

Der Vermutung Haberlandts, daß sie unter Umständen auch als Speicherorgane fungieren können, wird eine Reihe von Gründen entgegengehalten. Sie wird auch nicht durch Tatsachen gestützt, denn die Erscheinung der Kalklösung beweist noch nicht die physiologische Notwendigkeit dieses Kalkes.

Schließlich wird noch erörtert, ob der Kalkvorrat der Cystolithen Bedeutung als Puffer gegen zu starke Azidität für die Pflanzen haben kann. Doch auch diese Bedeutung wird als sehr gering angesehen.

Diese Arbeit wurde vom Sommer 1930 bis zum Frühjahr 1932 im Dresdner Botanischen Garten ausgeführt. Es ist mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Tobler für die Anregung zu der Arbeit sowie für seine dauernde Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

Berg, A., 1932. Untersuchungen über die Entwicklungsbedingungen der Zystolithen. Beih. z. Bot. Centralblatt, Bd. **49**, Abt. I, S. 239.

Chareyre, J., 1884. Nouvelles recherches sur les cystolithes. Rev. d. sc. nat., Montpellier, 3e sér., t. IV, p. 1.

Fitting, H., 1917. Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. **57**, S. 553.

Haberlandt, G., 1904. Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl., S. 470.

Jakovljevitc, St., 1925. Cystolithen bei Borraginoideen. (Serb. m. franz. Zus.). Spomenik (Srpska Kralevska Akademija), Beograd, Bd. **55**, S. 4.

Kohl, F. G., 1889. Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg.

Kostytschew, S. und Berg, V., 1929. Die Form der Calciumverbindungen in lebenden Pflanzengeweben. Planta, Bd. **8**, S. 55.

Küster, E., 1925. Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Jena.

— 1931. Über Zonenbildung in kolloidalen Medien, 2. Aufl., Jena.

Linsbauer, K., 1921. Über die kalkfreien Cystolithen der Acanthaceen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd. **39**, S. 41.

— 1930. Die Epidermis (Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. IV), Berlin.

Pfeffer, W., 1897. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl.

Rona, P. und Takahashi, D., 1913. Beitrag zur Frage nach dem Verhalten des Calciums im Serum. Biochem. Zeitschr., Bd. **49**, S. 370.

Ruhland, W. und Wetzel, K., 1925. Zur Physiologie der organischen Säuren in grünen Pflanzen, I. Planta, Bd. **1**, S. 558.

Small, J., 1929. Hydrogen-ion Concentration in Plant Cells and Tissues. Berlin.

Stahl, E., 1920. Zur Physiologie und Biologie der Exkrete. Flora, Bd. **113**, S. 101.

Wedell, A., 1854. Sur les cystolithes ou concrétions calcaires des Urticées et d'autres végétaux. Ann. d. sc. nat., Bot., sèr, 4, t. II, p. 267.

Wehmer, C., 1929. Die Pflanzenstoffe, Bd. **1**, 2. Aufl.

Werner, O., 1931. Haar- und Cystolithenscheiben in Blattgeweben bei Urticales, bei Bryonia dioica und Zexmenia longipetiolata. Österr. Bot. Zeitschr., Bd. **80**, S. 81.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einiger Marattiaceen, Cyatheaceen und Polypodiaceen.

Von **Wilhelm Schmelzeisen.**

Mit 5 Abbildungen im Text und Tafel I—V.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	46
Hauptteil	47
A. Technisches:	
a) Nährböden	47
b) Herkunft, Aufbewahrung und Aussaat der Sporen	48
c) Behandlung der Kulturen	49
d) Mikroskopische Beobachtung	51
e) Fixierung und Färbung	52
B. Entwicklung der Prothallien:	
I. Sporenkeimung	52
II. Weiterentwicklung der Prothallien	54
1. Marattiaceen:	
Angiopteris evecta Hoffm.	57
2. Cyatheaceen:	
Alsophila australis R. Br.	60
3. Polypodiaceen:	
Dryopteris filix mas Sw.	66
Dorypteris pedata Fée. var. palmata Willd. (Pteris palmata)	69
Adiantum macrophyllum Sm.	71
Platycerinm Willinkii Moore	72
Davallia bullata Wall.	74
Dryopteris parasitica Ktze.	76
Woodsia ilvensis R. Br.	77
Literatur	79
Tafelerklärung	80

Einleitung.

Seit den grundlegenden Untersuchungen von Hofmeister und Kny etwa um die Mitte des vorigen Jahrhunderts ist die geschlechtliche Generation der Pteridophyten zu jeder Zeit Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Nachdem Bruchmann die Vorkeime der Lycopodinen und Ophioglossaceen entdeckt und beschrieben hatte, war die größte Lücke in der Formenkenntnis ausgefüllt. Die Kenntnis der Einzelheiten des Entwicklungsganges ließ aber noch viel zu wünschen übrig. Nach den vorliegenden Erfahrungen hat jede Art eine für sie charakteristische Entwicklungsweise, die für die Systematik verwertbar ist. Es wurde in einigen Arbeiten schon betont, daß nicht allein der Sporophyt eines bestimmten Farnes ausschlaggebend für seine systemstische Stellung sein darf. Heim (1896) weist darauf hin, Lagerberg (1908) gibt eine systematische Anordnung der Polypodiaceenprothallien, indem er besonders die Randpapillen als Charakteristika benutzt, und Goebel (Organographie u. a. a. O.) zeigt die Verwend-

barkeit der Prothallien für die Systematik. In neuerer Zeit wurden von Döpp, Gerhardt, Waldmann und Jung durch sehr geeignete Kulturmethoden eine Reihe entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gemacht, die sehr schöne Resultate geliefert haben. Diese Autoren studierten die Gametophyten der meisten mitteleuropäischen Farne. Meine Arbeit soll noch zwei mitteleuropäische Arten, von denen ich mir keimfähige Sporen besorgen konnte, hinzufügen und unsere Kenntnis tropischer Formen erweitern.

Hauptteil:

A. Technisches.

a) Nährböden. Für die Kultur der Prothallien wurden feste Nährböden benutzt, die ich aus Agar-Agar und einer Nährlösung herstellte. Als solche wurde Knopsche Nährlösung und die von A. Meyer verwendet, die sich bereits bewährt hatten. Die Salze für 1 Liter der Nährlösung sind folgende:

Meyer	Knop
1,0 g KH_2PO_4,	1,0 g $Ca(NO_3)_2$,
1,0 g NH_4NO_3,	0,25 g KCl,
0,3 g $MgSO_4$,	0,25 g $MgSO_4$,
0,1 g $CaCl_2$,	0,25 g KH_2PO_4,
0,1 g NaCl,	eine Spur $FeCl_3$.
0,01 g $FeCl_3$.	

Sobald die Sporophytpflänzchen eine gewisse Größe erreicht hatten, nahm ich sie mitsamt dem Stück Agar, in das die erste Wurzel eingedrungen war, heraus und setzte sie in Erde, die ich dann nur mit Leitungswasser anfeuchtete.

Zur Herstellung des Nährbodens wurden die Salze in den richtigen Mengen abgewogen und mit wenig destilliertem Wasser verrieben, damit sie schneller gelöst wurden. Ich stellte eine Lösung von fünffacher Konzentration her und zwar gleich in solcher Menge, daß ich für alle späteren Versuche genügend Vorrat hatte und nicht jedesmal neu abwägen mußte. Man braucht dann zur Aufbewahrung nur eine Flasche von nicht allzugroßem Volumen, und in dieser hochkonzentrierten Lösung kommen Algen nicht auf. Wenn ich beim Gebrauch einen Teil der Lösung mit vier Teilen destilliertem Wasser versetzte, hatte die Nährlösung den gewünschten Gehalt an Salzen.

Die Nährböden wurden auf folgende Weise hergestellt: Eine abgewogene Agarmenge (20 g für 1 Liter Nährboden) übergoß ich mit einer bestimmten Menge destilliertem Wasser und ließ beides über

Nacht stehen. Das Wasser wechselte ich wiederholt, um die Verunreinigungen des Agars auszuwaschen und ihn durchsichtiger zu machen. Zuletzt fügte ich das nötige Quantum Nährlösung zu, wobei die im aufgequollenen Agar schon vorhandene Wassermenge berücksichtigt werden mußte. Nach Lösung des Agars durch Aufkochen wurde die heiße Flüssigkeit durch ein Wattefilter, das vorher mit heißem Wasser angefeuchtet war, mit Hilfe einer Wasserstrahlpumpe filtriert, in Flaschen gefüllt und im Dampftopf bei 100° C sterilisiert. Der so erhaltene, zur Verwendung fertige Agar konnte auch längere Zeit aufbewahrt werden, denn gut gedrehte Wattepfropfen auf den Flaschen halten den Inhalt keimfrei und lassen nur wenig Wasser verdunsten.

Der flüssige Agar wurde in Petrischalen zu etwa 1 cm dicken Nährböden ausgegossen. Eine 2 % ige Agarlösung bleibt noch bis zu einer Temperatur von ca. 35° C flüssig. Läßt man die Lösung sich ziemlich stark abkühlen und gießt sie dann erst aus, so erreicht man, daß sich kein Kodenswasser an dem relativ kalten Deckel der Petrischalen niederschlägt, das, wenn es in Tropfen auf den Nährboden fiele, die Bakterien, welche den Sporen anhaften, sofort ausbreiten würde. Petrischalen und Flaschen waren vor ihrer Verwendung im Trockensterilisator bei 150° C eine Stunde lang sterilisiert worden.

Die Vorzüge leidlich durchsichtiger Nährböden für dauernde mikroskopische Beobachtung an demselben Objekt sind in früheren Arbeiten schon genügend geschildert worden.

b) Herkunft, Aufbewahrung und Aussaat der Sporen. Die Sporen aller ausländischen Farne, die zur Verwendung kamen, stammten aus den Gewächshäusern des botanischen Gartens zu Marburg, die von Woodsia ilvensis aus dem Alpinum des Gartens selbst, die von Dryopteris filix mas waren in der Umgebung gesammelt worden. Die Sporen einiger Arten wurden mir von Herrn Dr. Döpp zur Verfügung gestellt.

Die abgeschnittenen Farnblätter bewahrte ich in Pergamintüten auf. Ich ließ diese solange offen liegen, bis die Sporangien ihre Sporen ausgestreut hatten. Dann faltete ich die offene Seite der rechteckigen Tüte mehrmals um und setzte Klammern darauf. Dadurch ist der Inhalt so abgeschlossen, daß von außen keine fremden Farnsporen eindringen können. Die Tüten wurden in einen dunklen Schrank gelegt. Einen Teil des Sporenpulvers bewahrte ich in kleinen Glasröhrchen auf.

Auf die erstarrten Nährböden kann man sofort die Sporen aussäen. Ich benutzte dazu ein Sieb aus feiner Gaze (Glasrohr mit Müller-Gaze Nr. 20 bespannt). Ein Teil des aus Sporangien und Sporen be-

stehenden Pulvers wurde in das Sieb gebracht und mit dem Zeigefinger leicht an das Glas geklopft. Das Sieb hält Sporangien und Blattreste zurück, während eine Wolke von Sporen durchfällt. Mit der anderen Hand bewegte ich die Petrischale unter dem Sieb durch. Nach mehrmaliger Wiederholung dieses Verfahrens läßt sich eine beliebige Dichte der Sporen auf dem Substrat erzielen. Zur Aussaat von Marattiasporen stach ich eine Nadel in eines der vielfächerigen Synangien und klopfte an, wodurch die Sporen herausfielen.

c) Behandlung der Kulturen. Will man möglichst regelmäßig gewachsene Prothallien erhalten, so läßt man das Licht in einer bestimmten Richtung auf die Kulturen fallen und behält sie bei. Ich markierte deshalb die Schalen auf zwei diametral gegenüberliegenden Seiten mit zwei Zeichen und brachte diese Zeichen auch auf der Unterlage an. So konnten die Kulturen stets in die gleiche Orientierung zum Licht zurückgebracht werden, wenn ich sie zur Beobachtung von ihrem Platz entfernt hatte. Der durch das Fenster einfallende Lichtkegel hatte einen Öffnungswinkel von etwa 45°. Meine Kulturen standen im Sommer an einem Nordfenster. Der Raum war kühl und änderte auch in der heißen Zeit seine Temperatur nicht allzu stark. Da die Tageshelligkeit in den Sommermonaten bis zu 18 Stunden im Maximum dauerte, waren alle Bedingungen für die Kulturen sehr günstig, und die Prothallien wuchsen auch rasch und üppig. Wesentlich schlechter wurden die Außenbedingungen im Winter. Die Belichtungsdauer war entsprechend der kurzen Tageshelligkeit viel kürzer als im Sommer. Die Kulturen standen am Südfenster. In den Mittagsstunden mußten sie vor direktem Sonnenlicht geschützt werden, das wegen der starken Erwärmung, die es hervorrief, besonders innerhalb der Kulturschalen, schädigend wirkte. Obwohl das Fenster unten Mattscheiben hatte, mußte ich bisweilen nochmals abschirmen. Ich tat das in der Weise, daß ich die Kulturen mit mattem Pauspapier zudeckte. Solange geheizt wurde, schwankte die Temperatur mehr als im Sommer; sie betrug bei Tag im Mittel 18°, in den Extremen 14 und 22°.

Die Prothallien wachsen so, daß ihre Fläche senkrecht zum einfallenden Licht steht. Es ist natürlich für die mikroskopische Beobachtung erwünscht, daß sie dem Substrat flach aufliegen. Um das zu erreichen, stellte ich die Schalen auf ein Brett, das zum Fenster hin geneigt war und ungefähr senkrecht zur Richtung des mittleren Lichteinfalls stand. Um im Winter zu verhindern, daß die Schalen auf der Fensterbank durch Wärmeleitung zur kalten Steinmauer hin zu sehr abgekühlt wurden, isolierte ich das Unterlagebrett, indem ich es auf

zwei Torfklötze stellte. Infolgedessen hatten die Kulturen fast die gleiche Temperatur wie die Luft. — Manche Prothallien reagierten sehr stark auf das Licht, so besonders die von Dryopteris filix mas, indem der vordere, meristematische Teil sich von der Unterlage erhob und in die Lichtrichtung einstellte. In solchen Fällen umgab ich die Schalen mit 10 cm hohen, schwarzen Pappzylindern, um einen seitlichen Lichteinfall zu verhindern. Es kam vor, daß dies Mittel versagte und die Prothallien nicht mehr gezeichnet werden konnten. Ich brauchte dann nur die Schalen umzudrehen und sie solange mit der Rückseite nach dem Licht gewendet zu halten, bis die Prothallien wieder flach auf dem Agar auflagen. Auch in anderer Hinsicht hat es sich sehr bewährt, daß ich einige Schalen umkehrte. Unter der Wirkung des durch die Agarschicht gefallenen Lichtes kehrt sich die Dorsiventralität der Prothallien weitgehend um. Wenn ich also die Schale umgewendet auf den Mikroskoptisch stellte, konnte ich die Entstehungsfolge und die Entstehungsweise von Rhizoiden, Antheridien und Archegonien auf der vom Substrat abgewendeten Seite der Prothallien verfolgen. Auch kann das Kondenswasser, welches sich am Deckel der Schale niederschlägt, dann nicht auf die Kultur tropfen.

Der Nährboden verliert durch Verdunstung im Laufe der Zeit einen Teil seines Wassergehaltes. Um das verdunstete Wasser wieder zu ersetzen, schnitt ich am Rande ein Stück Agar heraus und goß von Zeit zu Zeit destilliertes Wasser in diese Vertiefung. Trotzdem trockneten die Nährböden, besonders im geheizten Raum, nach mehreren Monaten etwas ein. Der Agar riß vom Rande der Schale los, zog sich zusammen und quoll auch durch starken Wasserzusatz nicht mehr genügend auf. Wollte ich solche Kulturen noch länger erhalten, so nahm ich den ganzen Nährboden aus der Schale heraus, was leicht gelang, goß in dieselbe eine $^1/_2$ cm dicke Schicht frischer Agarlösung von ca. 40° und legte den alten Nährboden hinein. Die höhere Temperatur des frischen Agars konnte den Prothallien nichts schaden, denn der Agar ist ein schlechter Wärmeleiter. Auf diese Weise erhielt ich wieder einen fast frischen Nährboden, denn der hohe Salzgehalt des alten konnte sich durch Diffusion wieder erniedrigen.

Um große Prothallien zu erhalten, pflanzte ich einzelne auf frische Nährböden aus, auf denen sie nach einer leichten Störung sehr gut wuchsen und eine Länge von 2 cm und mehr erreichten.

Bei der Aussaat gelangten Bakterien, Pilze und kleine Algen, deren Sporen an der Exine der Farnsporen haften, mit auf den Nährboden und breiteten sich zum Teil schnell aus. Die Pilzhyphen ver-

deckten oft die kleinen Prothallien, sanken aber später in sich zusammen und schadeten nicht mehr viel. Kleine, kugelige Algen waren schon gefährlicher. Sie vermehrten sich schnell und bedeckten schließlich die Prothallien, deren Zellnetze sie unsichtbar machten. War ein schon länger beobachtetes Prothallium überwuchert worden und sollte seine Entwicklung weiter verfolgt werden, so wurde es mit einem weichen Pinsel, der vorher mit kochendem Wasser ausgewaschen war, gereinigt. Die größten Schädlinge waren Milben, deren Eier bei der Sporenaussaat dann und wann mit auf den Agar kamen. Sie fraßen zuerst Pilzhyphen und Algen, zuletzt aber auch Prothallien. Beim Kriechen verschleppten sie mit den Beinen die Bakterien über die ganze Kultur. Nur kurze Zeit konnte ich sie durch Wegfangen mit einer Nadel niederhalten.

Die meisten der von mir verwendeten Farnsporen stammten aus den Gewächshäusern, wo verschiedene Farnarten nebeneinander standen, deren Blätter teils übereinander hingen. Gelegentlich gelangten daher Sporen einer Art auf die Blätter einer anderen, und so kamen auch einzelne fremde Sporen in meine Kulturen. Die aus ihnen entstandenen fremden Prothallien konnten aber durch ihr schnelleres oder langsameres Wachstum oder durch ihre Farbe und ihre Gestalt stets als „Unkraut" erkannt werden.

d) Mikroskopische Beobachtung. Der Vorzug der Kulturen auf Agarböden vor solchen auf Erde leuchtet sofort ein. Man stellt die ganze Schale auf den Objekttisch. Der durchsichtige Agar läßt soviel Licht durchfallen, daß man auch bei stärkerer Vergrößerung die Prothallien noch gut beobachten kann. Ferner läßt sich ein und dasselbe Objekt wochenlang Tag für Tag untersuchen. Ich markierte bald nach der Keimung eine Anzahl der Keimlinge, indem ich unter dem Binokular mit einer Nadel ein feines Kreuz in den Agar ritzte oder ein Stück eines feinen Glasfadens in die Nähe der zu untersuchenden Objekte legte. An Hand einer Übersichtsskizze ließen sich dann die Prothallien stets wiederfinden.

Zu Anfang wurden bis zu 15 kleine Pflänzchen mit dem Zeichenapparat aufgenommen und in bestimmten Zeitabständen immer wieder gezeichnet. Manche wuchsen so, daß sie in eine für die Beobachtung ungünstige Lage kamen, andere entwickelten sich schlecht. Wenn eine gewisse Größe erreicht war, wählte ich zwei oder drei der besten aus, um sie weiter zu verfolgen. In der Regel zeichnete ich die Prothallien bis zur Geschlechtsreife. Je größer die Pflänzchen wurden, um so mehr wuchsen auch die Schwierigkeiten, sie zu beobachten und zu zeichnen. Alle Figuren der Entwicklungsreihen wurden bei 340facher Vergrößerung

mit einem Abbeschen Zeichenapparat auf Pauspapier aufgenommen. Betrachtet man die fertige Entwicklungsreihe, deren kinematogrammähnliche Figuren die Entstehung eines Prothalliums zeigen, so ermißt man nicht die mancherlei Schwierigkeiten, die der zeichnerischen Aufnahme im Wege standen. Erstens wuchsen, wie schon erwähnt wurde, die Prothallien, wenn sie eine gewisse Größe erreicht hatten, in ihrem vorderen Teil gerne vom Substrat ab. Manche konnten dann nicht mehr gezeichnet werden, während es bei anderen gelang, diese Teile in der auf S. 50 geschilderten Weise wieder an das Substrat heranzubringen oder mit Hilfe einer Glasnadel oder mit dem Objektiv anzudrücken. Die Linse preßte dabei das Prothallium gegen den Agar, der elastisch nachgab. Infolgedessen blieb das Pflänzchen in der Regel unverletzt. Zweitens war die Aufnahme großer Objekte schwierig. Sie mußten in einzelnen Teilen gezeichnet werden. Die Stücke wurden später zusammengesetzt. Besser ging es, wenn ich einen großen Zeichenbogen auf dem Zeichenblock immer wieder verschob und dadurch die Figur gleich in einem Mal zeichnen konnte. Drittens kommt es vor, daß die gezeichneten Prothallien alle durch die verschiedensten Umstände unbrauchbar werden. Es bleibt dann nichts weiter übrig, als von vorne anzufangen, wodurch Zeitverluste von 1 — 2 Monaten entstehen.

e) Fixierung und Färbung. Ich fixierte die Objekte mit Juelscher Flüssigkeit oder mit Chromsäure-Eisessig. Die zwischen den Rhizoiden befindliche Luft wurde mit der Saugpumpe entfernt. Objekte für Totalpräparate zum Studium der jungen Antheridienstadien färbte ich mit Hämalaun nach P. Mayer. Zur Herstellung von Mikrotomschnitten (Dicke 10 und 12 μ), die zum Studium der räumlichen Verhältnisse in den mehrschichtigen mittleren Teilen nötig waren, führte ich die Objekte durch Alkohol- und Xylolstufen in Paraffin. Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt und mit Eosin nachgefärbt.

In der Nomenklatur habe ich mich gehalten an C. Christensen:
Index Filicum. Copenhagen 1906
„ „ Supplementum. Copenhagen 1913.

B. Entwicklung der Prothallien.

I. Sporenkeimung.

Die Keimung der Sporen ist bei verschiedenen Farnarten ganz verschieden, und sie wird auch durch äußere Einflüsse stark modifiziert. Als Keimzeit bezeichnet man gewöhnlich die Zeit von der Aussaat bis

zum Platzen des Exospors der ersten Sporen. Sie können alle zu gleicher Zeit keimen wie bei Dryopteris parasitica oder innerhalb eines größeren Intervalles, wie es bei Adiantum macrophyllum der Fall ist. In der Regel keimen größere Sporen schneller als kleinere, und die Keimzeit nimmt mit dem Alter der Sporen zu. Die folgende Tabelle zeigt das Sporenalter und die Keimzeit der von mir untersuchten Arten.

	Zeit des Einsammelns	Tag der Aussaat	Tag der Keimung	Keimzeit (Tage)
Adiantum macrophyllum Sm. . .	—. 1. 31	29. 4. 31	19. 5. 31	15
„ „ . .	21. 1. 32	22. 1. 32	31. 1. 32	9
„ „ . .	—. 1. 31	22. 1. 32	—	—
Alsophila australis R. Br.	25. 6. 31	14. 7. 31	20. 7. 31	6
„ „	25. 6. 31	8. 10. 31	14. 10. 31	6
Angiopteris evecta Hoffm. . . .	7. 9. 31	17. 9. 31	25. 10. 31	38
„ „ . . .	26. 10. 31	27. 10. 31	15. 11. 31	19
Aspidium polypodioides C. Chr. .	— 1925	1. 5. 31	—	—
Asplenium fissum Kit.	— 1926	30. 4. 31	—	—
Davallia bullata Wall.	28. 5. 31	12. 6. 31	19. 6. 31	7
„ „	28. 5. 31	21. 1. 32	29. 1. 32	8
Doryopteris pedata Fée var. palmata Willd.	—. 10. 29	1. 5. 31	9. 5. 31	8
Doodia aspera R. Br.	—. 10. 30	1. 5. 31	10. 5. 31	9
Dryopteris filix mas (L.) Sw. . .	— 1930	28. 4. 31	4. 5. 31	6
„ „ „ . .	14. 9. 31	21. 1. 32	28. 1. 32	7
Dryopteris parasitica O. Ktze. . .	—. 1. 31	27. 4. 31	4. 5. 31	7
„ „ . .	—. 1. 31	21. 1. 32	1. 2. 32	11
Elaphoglossum petiolatum (Sw.) Urban	25. 6. 31	14. 7. 31	22. 7. 31	8
Marattia alata Sw.	16. 9. 31	17. 9. 31	31. 10. 31	44
Platycerium Willinkii Moore . .	11. 6. 31	12. 6. 31	15. 6. 31	3
„ „ . .	11. 6. 31	27. 10. 31	4. 11. 31	8
Polypodium punctatum (L.) Sw. . .	14. 9. 31	17. 9. 31	24. 9. 31	7
„ „ . .	— 1928	1. 5. 31	24. 5. 31	23
Pteris umbrosa R. Br.	21. 1. 32	23. 1. 32	1. 2. 32	9
Trichomanes radicans Sw.	12. 11. 31	13. 11. 31	18. 11. 31	5
Woodsia ilvensis R. Br.	21. 8. 31	5. 9. 31	16. 9. 31	11

Nach Borodin (1867) keimt Dryopteris parasitica (Aspidium molle Sw.) nur im Licht. Eine Reihe anderer Arbeiten haben gezeigt, daß einige Farnarten im völligen Dunkel keimen können, aber bei der Mehrzahl ist das nicht der Fall. Auch wird die Keimzeit bei Lichtmangel verlängert. Ich säte Sporen von Dryopteris parasitica Ende April und andere im Januar aus. Die Keimzeit war im Winter bedeutend länger, sie betrug 11 Tage gegen 7 Tage im Sommer. — Die Sporen von Doryopteris pedata var. palmata (Pteris palmata) waren 2 Jahre alt. Sie keimten schon nach 8 Tagen, und die Prothallien entwickelten sich gut. Ich konnte stattliche Sporophytkeimlinge aus ihnen ziehen. Auch die 3 Jahre alten Sporen von Polypodium punctatum

keimten noch, aber erst nach 23 Tagen, während bei frischen Sporen die Keimzeit 7 Tage betrug. Die aus den alten Sporen entstandenen Prothallien wuchsen langsam und blieben blaßgrün. Sie brachten nach 5 Monaten Archegonien hervor; Antheridien wurden nicht gebildet.

Die Keimfähigkeit bei Adiantum macrophyllum nimmt schnell ab. Frisch geerntete Sporen rissen nach 9 Tagen auf, ältere erst nach 15 Tagen, und nach 1 Jahr keimten die Sporen überhaupt nicht mehr. — Die Sporen von Trichomanes radicans ergrünen schon in den Sporangien. Sie keimten sowohl auf Nährböden mit Knopscher als auch auf solchen mit Meyerscher Nährlösung, wenn ich die Sporen sofort nach dem Einsammeln gesät hatte. Ließ ich das Farnblatt einige Tage liegen und säte dann erst aus, so trat keine Keimung mehr ein. Ob die Sporen das Eintrocknen nicht vertragen können oder ob ihre Keimfähigkeit schnell erlischt, wie es Lagerberg (1908) für grüne Sporen angibt, konnte ich nicht feststellen. Die gekeimten Sporen bildeten 3—4zellige Fäden und wuchsen dann nicht mehr weiter. Auch eine Änderung der Konzentration gab keinen besseren Erfolg.

II. Weiterentwicklung der Prothallien.

1. Marattiaceen.

Angiopteris evecta Hoffm. (Taf. I, A, B, C).

Während die Prothallien der Polypodiaceen schon sehr häufig studiert wurden, gibt es nur relativ wenige Arbeiten über die Prothallien der Marattiaceen. Nach einer Notiz von Jonkman (Bot. Ztg. 1875, S. 131) haben sich Mettenius, der schon bilaterale und kugeltetraedrische Sporen bei derselben Art beobachtete, und Harting (1853) zum ersten Male mit der Kultur von Marattiaceenprothallien versucht. Sie hatten aber keinen Erfolg. Die Sporen wollten nicht keimen, und man glaubte deshalb, die in unseren Gewächshäusern wachsenden Marattiaceen brächten keine keimfähigen Sporen hervor. Luerssen (1875) konnte die ersten Prothallien kultivieren; die Sporen keimten bei Marattia und Angiopteris in etwa 20 Tagen. Er beschreibt die Bildung von Quadranten und Oktanten und beobachtet das Vorhandensein einer Scheitelzelle. Die entwicklungsgeschichtlichen Studien von Jonkman (1878) geben eine grundlegende Kenntnis des Wachstumsverlaufes von Marattia und Angiopteris, die durch die Arbeiten von Farmer (1892) und Campbell (1894) ergänzt und verbessert wurde. Brebner (1896) und Campbell (1909) studierten auch die Gametophyten von Danaea und Kaulfussia, so daß man ein Gesamtbild der Prothallien der Marattiaceen

hat. Die Verhältnisse sind im wesentlichen bei allen vier Gattungen die gleichen.

Es sollen nun meine eigenen Untersuchungen folgen, die den Entwicklungsverlauf mehrerer Prothallien von Angiopteris evecta Hoffm. in kurz aufeinanderfolgenden Altersstadien zeigen. Wie bereits im technischen Teile erwähnt wurde, lassen sich die Teilungen mit mathematischer Bestimmtheit an einem und demselben Objekt studieren und zeichnen. Die folgende Tabelle zeigt an Hand der Daten das jeweilige Alter der Figuren des Prothalliums C. Fig. 1 ist 24 Tage nach der Aussaat gezeichnet.

Fig. C Nr.	Zeit der Aufnahme	Fig. C Nr.	Zeit der Aufnahme	Fig. C Nr.	Zeit der Aufnahme
1	20. 11. 31	6	22. 12. 31	11	28. 1. 32
2	26. 11. 31	7	29. 12. 31	12	3. 2. 32
3	9. 12. 31	8	6. 1. 32	13	13. 2. 32
4	11. 12. 31	9	14. 1. 32	14	26. 2. 32
5	16. 12. 31	10	21. 1. 32		

Die Sporen von Angiopteris evecta sind kugeltetraedrisch oder bilateral (Textfig. 1, g u. h), jedoch überwiegen die ersteren bei weitem und sind fast zu Vollkugeln abgerundet. Das Exospor ist farblos und durchsichtig und hat stumpfe, höckerartige Vorsprünge. Die Sporen erscheinen gelblich-braun wegen der Öltropfen, die sie enthalten und haben einen mittleren Durchmesser von 27 μ. Die Mittelwerte wurden jeweils aus ca. 25 Messungen berechnet. Frühestens 2, oft erst 5 Wochen nach der Aussaat keimt die Spore, indem die Sporenhülle längs der drei zusammenstoßenden Leisten platzt. Die Sporenzelle wächst heran, wobei sie ihre kugelförmige Gestalt behält, und erreicht zwei bis dreifachen Sporendurchmesser, ehe eine Teilung eintritt. Ihr Volumen hat sich also 10—30mal vergrößert, bis die erste Teilungswand erscheint. Bei ungünstigen Bedingungen wird sie noch größer, und die Teilung tritt entsprechend später auf. Die erste Wand teilt die Zelle in zwei Halbkugeln und steht immer senkrecht zum Lichteinfall, d. h. auch senkrecht zur bisherigen Wachstumsrichtung, „transverse", wie es Campbell nennt. Ich konnte sie oft nicht sofort beobachten, denn die Kultur war schief von oben beleuchtet, also erschien die Wand in der Durchsicht und war dann nicht sichtbar. In der Fig. A 3 wird sie schon vorhanden sein, sie wird aber in Fig. A 4 erst etwas sichtbar und läßt sich bis Fig. A 11 gut verfolgen (in den Fig. A 4—11 annähernd horizontal). Indem ich eine Anzahl von scheinbar ungeteilten Zellen unter dem Binokular mit einer feinen Glasnadel um 90° drehte, konnte ich

immer diese erste, wegen der Beleuchtung von oben horizontal liegende Wand erkennen. Die untere, also dem Licht abgewandte Zelle, war stets kleiner als die obere, die auch dichter mit Chlorophyll gefüllt

Fig. 1. Sporen der untersuchten Arten. Vergr. 750. *a* Dryopteris filix mas. *b* Platycerium Willinkii. *c* Woodsia ilvensis. *d* Alsophila australis. *e* Adiantum macrophyllum. *f* Doryopteris pedata var. palmata. *g* u. *h* Angiopteris evecta. *i* Davallia bullata. *k* Dryopteris parasitica. (Asp. molle).

war. Die Lage der ersten Teilungswand wird also nicht durch eine schon in der Spore gegebene Polarität bestimmt, wie es Luerssen vermutet, sondern durch das Licht. Die beiden Zellen sind morphologisch gleichwertig. Auch die später auftretenden Wände liefern zu-

nächst aus je einer Zelle gleichwertige Hälften. Entwickelt sich dann eine der beiden Seiten schneller, so dürfte die Ursache in äußeren Faktoren zu suchen sein. Die meisten Wände sind bei ihrer Entstehung und oft noch längere Zeit danach eben; tritt eine gebogene Wand auf (Taf. I, C 4, a), wie es bei der Bildung einer Scheitelzelle der Fall ist, so trifft sie senkrecht auf die Wände auf. Bei Angiopteris sind in der Regel die jungen Prothallien bilateral symmetrisch. Wird später eine Seite in der Entwicklung bevorzugt, so ist das physiologisch (durch das Licht) bedingt.

Wir finden in Fig. A 5, daß in jeder der Teilzellen eine Wand aufgetreten ist. Die vier entstandenen Quadrantenzellen bilden nahezu eine Kugel. Die Ebenen der beiden zuletzt erschienenen Wände sind, wie ich es in den meisten Fällen beobachten konnte, etwas schief zueinander. In einem anderen Prothallium, das ich von mehreren Seiten zeichnete, standen sie senkrecht aufeinander. Bis hierher stimmen meine Beobachtungen mit denen von Jonkman und Campbell überein. Der nächste Teilungsschritt kann Kugeloktanten liefern. Dies Stadium tritt aber nicht mit der Regelmäßigkeit auf, wie manche Forscher angeben, denn in der Regel unterbleibt schon die Bildung der beiden Wände in den zwei lichtabgekehrten Zellen, und die weitere Entwicklung ist von oben gesehen der aus den Quadranten gleich. Aus den Fig. A 4, 5, 6 sieht man, wie sich das Prothallium aus seiner ursprünglichen Lage etwas dreht. Die erste Teilungswand wird deutlicher sichtbar, und wir haben ein flächenförmiges Gebilde vor uns. Auf ähnliche Weise sind auch die in den Fig. C 1 und B 1 gezeichneten Prothallien durch langsames Umkippen in diese Lage gekommen.

Kehren wir zu dem Zweizellstadium zurück. Die zwei übereinanderliegenden Zellen sind dem zweizelligen Fadenstadium der Polypodiaceenprothallien homolog. Jonkman hat es bei ungünstigen Außenbedingungen erreicht, daß auch bei Angiopteris der Faden aus vier Zellen bestand, ehe die Flächenbildung stattfand. Wie oben gezeigt wurde, wachsen die beiden Zellen des zweizelligen Prothalliums auf die Lichtquelle zu, wie es auch der Faden der Polypodiaceen tut. Wie bei diesem tritt auch bei Angiopteris evecta, nachdem die Zellfläche entstanden ist, transversaler Phototropismus ein.

Das erste Rhizoid wird in der Regel im Vierzellstadium gebildet. Es enthält eine große Anzahl von Chloroplasten, ist relativ dick und bleibt kurz. Dasselbe gilt auch von allen späteren Rhizoiden. Sie entstehen durch Differenzierung aus gewöhnlichen Prothalliumzellen und sind bei den Marattiaceen durch alle Übergänge mit den assimilierenden

Zellen verbunden. Ich beobachtete Vorkeime von Marattia alata Sw., bei denen schon die erste Teilungswand auf der dem Licht abgekehrten Seite eine Zelle geliefert hatte, aus der ein Rhizoid hervorging. Wir kommen wieder zu unserer Entwicklungsreihe A zurück. In den (von der Lichtquelle gesehen) beiden vorderen Zellen, die dem Licht eine größere Fläche darbieten als die beiden hinteren, deshalb mehr assimilieren können und infolgedessen in ihrer Entwicklung voraus sind, treten zuerst neue Wände auf, wie es die Fig. A 6 und 7 zeigen. Die entsprechenden Wände in den hinteren Zellen entstehen später, sie erscheinen erst in Fig. A 8 und 9. Gleichzeitig sind in den vorderen rechten Quadranten schon zwei neue, zur Teilungswand des Quadranten senkrecht stehende Wände aufgetreten. Die gleichen Teilungen für den linken Quadranten folgen in Fig. A 9. In der hinteren Partie tritt genau derselbe Vorgang ein nur einige Zeit später in Fig. A 11 rechts. Hier weichen meine Beobachtungen von denen früherer Forscher ab. Campbell glaubt, einer der vorderen Quadranten stelle schon die Scheitelzelle dar. In allen acht Entwicklungsgängen von Angiopteris evecta, die ich gezeichnet habe, trat aber eine eigentliche Scheitelzelle erst viel später auf.

Auch die Entwicklungsreihe C, die jetzt betrachtet werden soll, zeigt die Entstehung des Prothalliums aus vier Quadranten noch deutlich. Die ersten Teilungen erfolgen ganz regelmäßig. Das Prothallium hat bis zu Fig. C 4 hin, wo es schon aus mehr als 20 Zellen besteht, fast die Gestalt eines flachen Rotationsellipsoids. Es erscheint deswegen in der Figur nahezu kreisförmig. Eine Scheitelzelle ist noch nicht vorhanden.

Durch das Auftreten der in Fig. C 4 und 5 sichtbaren, bogenförmigen Wand a werden diese Verhältnisse geändert. Die auf ihrer konkaven Seite liegende Zelle wird in ihrem Wachstum bevorzugt und liefert einen vom Substrat sich erhebenden Lappen. Zunächst tritt die Wand b auf, welche in den folgenden Figuren Symmetrieebene bleibt. Auf jeder Seite von ihr erscheint alsdann eine Wand, welche senkrecht auf sie trifft, etwas bogenförmigen Verlauf hat und wieder senkrecht auf den freien Rand aufsetzt. Symmetrisch zu jeder dieser beiden Wände erscheinen wieder neue Teilungswände, und der Vorgang geht gesetzmäßig so weiter. Die Ansatzstellen von je zwei auf die Mediane auftreffenden Wänden liegen sich fast genau gegenüber. Es kann natürlich jetzt nur noch eine von beiden, die vordere (vgl. Fig. C 10), auf den freien Rand stoßen. In Fig. C 14 kann man von 2 Scheitelzellen S_1, S_2 sprechen, denn jede von ihnen hat mehrere Segmente abgegeben.

Eine andere bevorzugte Wachstumsstelle liegt bei der Wand O in Fig. C 7. Das Wachstum geht hier rascher voran. Rechts und links

von O entstehen eine Anzahl von Wänden hintereinander, die alle auf die Außenkante treffen. Erst in Fig. C 12 wird die aus O entstandene Wandserie aus ihrer Lage als Halbierungsebene herausgedrängt und es beginnt eine Scheitelzelle S zu funktionieren. Sie ist morphologisch den vorher erwähnten S_1 und S_2 ähnlich aber physiologisch vor ihnen ausgezeichnet, denn sie wächst schneller und gibt mehr Segmente ab. Der Lappen mit dieser Scheitelzelle liegt auf der dem Licht zugekehrten Seite. Bei allen Prothallien von Angiopteris konnte ich feststellen, daß diese Scheitelzelle die anderen unterdrückt und schließlich nur noch allein ihre Tätigkeit fortsetzt.

Campbell (1911) macht aufmerksam auf die Ähnlichkeit der Prothallien der Marattiaceen mit denen der Osmundaceen, deren Entwicklung durch Jung (1927) und Gerhardt (1927) genauer bekannt geworden ist. Diese nehmen eine mittlere Stellung zwischen den Marattiaceen- und Polypodiaceenprothallien ein. Auch sie bilden nur ein zweizelliges Fadenstadium und haben dicke Rhizoiden mit einer merkbaren Menge von Chlorophyll. Bei Osmunda gracilis Link und Osmunda regalis L. geht nach Jung und Gerhardt die Flächenbildung von Quadranten aus. Auch diese Prothallien haben anfangs mehrere, noch deutlich erkennbare Scheitelzellen, die früher auftreten als bei Angiopteris und bald durch eine von ihnen ersetzt werden. Wie bei Angiopteris (vgl. Fig. C 14) entsteht sie an dem konvexen vorderen Teil des Prothalliums und kommt erst in einem späteren Stadium infolge stärkeren Wachstums der seitlichen Partien in eine Bucht zu liegen. Bei Cyatheaceen und Polypodiaceen tritt die Einbuchtung schon bald nach dem Entstehen der Scheitelzelle ein.

Bei dem Antheridium der Marattiaceen teilt sich die Deckelzelle ganz regelmäßig nach Art einer dreischneidigen Scheitelzelle durch schwach gebogene Wände. Daß die Antheridien eingebettet sind, wird von Goebel (1918) als ein in systematischer Hinsicht unwesentliches Moment bezeichnet. An sie lassen sich die Osmundaceenantheridien anschließen. Diejenigen Zellen, welche die spermatogene Zelle begrenzen, wären den ersten Teilzellen aus der Deckelzelle des Marattiaceenantheridiums homolog zu setzen. Die Wände des Osmundaceenantheridiums sind mehr gebogen. Sie laufen weiter herum und stellen in der Aufsicht etwa Halbkreise dar. Jede folgende setzt auf beiden Seiten auf die Fläche der vorhergehenden auf. Auch wird hier die Deckelzelle noch einigemal geteilt, wenn auch nicht so regelmäßig wie bei den Marattiaceen. Weiter abgeleitet ist das Antheridium der Cyatheaceen. Die Wände laufen fast ganz herum oder eine Wand setzt einerseits auf

die Außenwand auf, läuft ringförmig herum und stößt andererseits auf die eigene Fläche auf. Die Wände liegen ihrer Entstehung gemäß übereinander. Die Deckelzelle wird hier nur noch durch eine oder zwei gebogene Wände geteilt. Die Entstehung und den Bau dieser Antheridien habe ich eingehender an Alsophila australis studiert und auf S. 65 geschildert.

Als ganz abgeleitet ist dann das typische Polypodiaceenantheridium anzusehen, indem jede Wand ringförmig in sich zurückläuft und die Deckelzelle nicht mehr geteilt wird. Schlumberger (1911) hat gezeigt, daß die Antheridien von Woodsia obtusa Torr. so gebaut sind wie diejenigen der Cyatheaceen. Dasselbe fand ich in vielen Fällen auch bei anderen Polypodiaceen, so bei Woodsia ilvensis R. Br., Adiantum macrophyllum Sm. und Platycerium Willinkii Moore. Dabei setzte die unterste ringartige Wand noch an zwei Stellen nahe beieinander auf die Außenwand auf, während die darüberliegende meist vollkommen ringförmig in sich zurücklief. — Wenn die angeführte Reihe phylogenetisch zu bewerten ist, so hätten wir eine Reduktionsreihe der Gametophyten, die von dicken, ausdauernden Formen zu dünnen, kurzlebigen führte, wobei das Antheridium von primitiven Formen mit sehr vielen in abgeleitete mit wenigen Spermatozoiden überginge.

Antheridien oder Archegonien waren an 6 Monate alten Prothallien von Angiopteris evecta noch nicht zu sehen. Eine Kultur von Marattia alata hatte nach einem halben Jahr Antheridien gebildet. Sie liegen im Thallus eingesenkt. Bei Campbell: Eusporangiatae, sind sie eingehend beschrieben.

2. Cyatheaceen.

Alsophila australis R. Br. (Taf. I, Fig. D 1—24).

Fig. D Nr.	Zeit der Aufnahme 1931	Fig. D Nr.	Zeit der Aufnahme 1931
1	21. 9. 9^{00} h	13	15. 10. 13^{00} h
2	24. 9. 10^{00}	14	17. 10. 11^{30}
3	26. 9. 18^{00}	15	18. 10. 13^{10}
4	28. 9. 18^{00}	16	20. 10. 12^{50}
5	30. 9. 12^{00}	17	22. 10. 13^{00}
6	3. 10. 11^{10}	18	24. 10. 18^{00}
7	5. 10. 12^{00}	19	27. 10. 12^{00}
8	7. 10. 12^{40}	20	30. 10. 11^{00}
9	9. 10. 13^{00}	21	2. 11. 12^{00}
10	10. 10. 13^{00}	22	5. 11. 12^{15}
11	11. 10. 7^{00}	23	9. 11. 12^{00}
12	13. 10. 17^{30}	24	12. 11. 18^{00}

Die Sporen von Alsophila australis (Textfig. 1 d) sind kugeltetraedrisch mit abgerundeten Ecken. Bei 340facher Vergrößerung erscheinen sie hellbraun. Die Sporenhülle ist bis auf drei schmale Streifen an den Kanten dicht mit feinen, spitzen Stacheln besetzt. Der größte Durchmesser beträgt im Mittel 42 μ. Bei längerem Aufbewahren reißen die Sporenhüllen längs den drei Kanten, die bei der simultanen Tetradenteilung der Sporenmutterzelle entstanden sind, auf und der Inhalt trocknet ein. Aus diesem Grunde findet man bei älterem Material nur noch Sporenhüllen vor. Unter „Sporenhülle" seien immer die Teile der Spore verstanden, die außerhalb des Endospors liegen, also das Exospor und das Perispor, sofern letzteres vorhanden ist. Jüngere Sporen sind gelb und außen glatt. Man erkennt in ihnen viele Öltropfen. Die Beschreibung von Bauke (1875) betrifft also nur diese unreifen Sporen.

Nach Schulz (1901) und Laage (1904) keimen die Sporen von Alsophila australis im Dunkeln nicht. Bei meinen Versuchen war 6 Tage nach der Aussaat die Sporenhülle an den Leisten geplatzt. Schon am nächsten Tage schimmerte der Inhalt grünlich. 2 Tage später hatte die Sporenzelle sich stark vergrößert. Sie wölbte sich an der Rißstelle hervor und sprengte die Sporenhülle weiter auf. Zu dieser Zeit erschien das erste Rhizoid. — Bei dieser und den folgenden Beschreibungen wird es nicht nötig sein, auf alle Einzelheiten der Keimung und Entwicklung einzugehen, da es in anderen Arbeiten schon hinreichend geschehen ist. Es wird genügen, das jeder Art Eigentümliche hervorzuheben.

Die erste Wand trennt den chlorophyllhaltigsten Teil von der Ursprungszelle ab, und die entstandene Gliederzelle entwickelt sich zu einem Zellfaden durch mehrfache, nacheinanderfolgende Teilungen der jeweiligen Spitzenzelle. Häufig fand ich übereinstimmend mit Heim (1896) den Fall, bei dem aus der Sporenzelle an zwei verschiedenen Stellen je eine Zelle abgegrenzt wird, so daß zwei Zellfäden entstehen können. Nagai (1914) gibt dasselbe für Alsophila villosa Willd. an, und eine entsprechende Zeichnung findet sich bei Lagerberg (1908) für Polypodium vulgare L. Beide Zellfäden können zu Flächen werden und man hat dann zwei selbständige Prothallien vor sich. Aus der Basalzelle kann auch dann noch ein zweiter Zellfaden hervorkommen, wenn schon drei bis vier Zellen des ersten Fadens vorhanden sind. Die fadenförmigen Pflänzchen reagieren stark phototropisch, vor allem die vorderste Zelle. Viele von ihnen wuchsen vom Agar weg auf das Licht zu. Anderen gelang dies nicht, da sie durch die Oberflächenspannung des Wassers auf dem Agar festgehalten wurden.

In Fig. D 5, Taf. I hat die erste Längsteilung in der dritten Zelle von vorne stattgefunden, nachdem die vorderen Zellen sich vorher verdickt hatten. Es folgen nach vorne fortlaufend in Fig. 6 die Längswände der ersten und zweiten Zelle. Ich fand auch Fälle, in denen alle solche Längswände nach einer Seite ausbogen in der Weise, wie es in der dritten Zelle geschehen ist. Die Längsteilungen können sich über fünf bis sechs Zellen erstrecken. Das gleiche Verhalten liegt bei Platycerium vor; in dem botanischen Nachlaß von Bauke ist eine Figur von Platycerium grande gezeichnet, die solche Längswände zeigt.

Wir wollen nun die Bildung einer Scheitelzelle studieren. In Fig. D 6 ist die erste Zelle nahezu halbiert worden, doch kann man schon feststellen, daß die linke Zelle etwas größer ist.

Jede der beiden Tochterzellen wird in Fig. 7 in eine vordere und eine hintere Zelle geteilt. Der vordere Teil der linken Hälfte wird zur Scheitelzelle, der der rechten nicht. Sehen wir uns zum Vergleich die Verhältnisse bei anderen Prothallien von Alsophila an, so finden wir in manchen Fällen, daß die beiden länger die gleiche Form bewahren. Die Wand O der Textfig. 2 entspricht der mit O bezeichneten bei Angiopteris Taf. I, C 7. Wie dort treten auch hier in unserer Textfig. 3 wieder beiderseits je zwei parallele, schief nach vorn laufende Wände auf. Vier Tage später sind (Textfig. 4) zwei Scheitelzellen entstanden. Die rechts liegende ist aber weiter entwickelt, denn sie hat schon eine sattelförmige Außenfläche und wird sehr bald in eine Scheitelbucht gelagert. Textfig. 2 gibt einen anderen Fall, in dem sich beide Scheitelzellen noch das Gleichgewicht halten. In älteren Prothallien ist eine zweite Scheitelzelle nicht mehr festzustellen.

Es soll jetzt die Funktion der Scheitelzelle in der Entwicklungsreihe D verfolgt werden. Zunächst wird sowohl sie als auch die hintere Zelle geteilt; der kleinere Teil der letzteren gibt noch einmal eine dreieckige, kleine Zelle nach vorne ab (Fig. 9) und stellt dann sein Wachstum ein. Die Scheitelzelle selbst liefert in regelmäßiger Folge abwechselnd links und rechts Segmente. Diese werden durch perikline, d. h. zum Außenrand parallele Wände, wie sie in Fig. 9 zum erstenmal erscheinen, in eine innere und eine äußere Tochterzelle zerlegt.

In den ersten Segmenten teilt sich die innere Zelle nicht mehr, später tritt im Zusammenhang mit dem stärkeren Längenwachstum eine Querwand auf. Die äußere Zelle wird regelmäßig durch eine antikline Wand aufgeteilt. In der nach dem Scheitel zu liegenden Hälfte treten dann wieder perikline und antikline Wände auf. In den späteren Segmenten erfolgt dieser Vorgang mehrmals nacheinander. Die Auf-

einanderfolge der Wände ist an der verschiedenen Signatur in den Figuren zu erkennen. Die Scheitelzelle liegt in einer schwachen Bucht. Sie wird, nachdem sie 14 Segmente geliefert hat, in Fig. 23 durch eine Perikline aufgeteilt. Alle Einzelheiten sind aus den Figuren ohne weiteres ablesbar. Alte Prothallien nehmen durch Versenkung der Scheitelkante in eine tiefe Bucht die bekannte Herzform an. Allgemein wuchs unter den von mir eingehaltenen Kulturbedingungen der noch meristematische Rand auf das Licht zu. Man sieht von Fig. 17 ab, daß sich ein Randstück von der Unterlage erhoben hat.

Goebel und Heim (1896) beschreiben die Fähigkeit der Prothallien von Alsophila australis, Adventivthalli zu bilden; Alsophila sei „besonders zur Anlage solcher Sprosse geeignet". In der Tat fand ich auf den Kulturen, besonders wenn sie etwas dicht gesät waren, eine solche Menge von adventiven Fäden, daß es mit dem Binokular von oben gesehen einem Grasteppich glich. Die Fäden entstehen an den

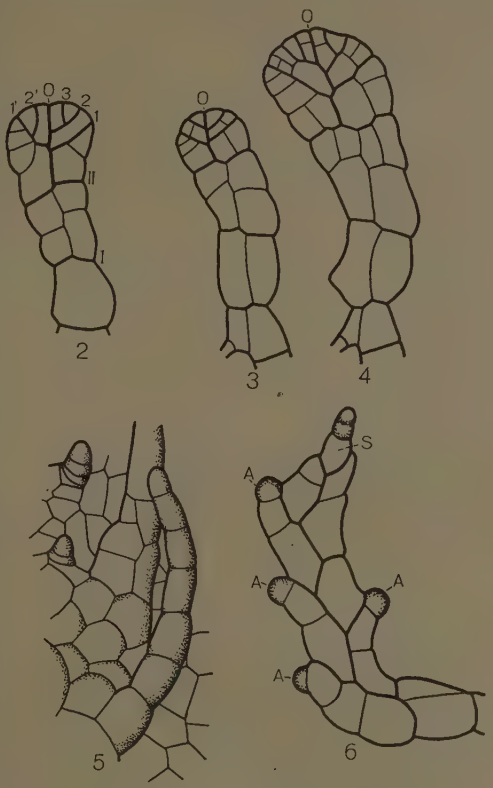


Fig. 2. Alsophila australis. Junges Prothallium mit zwei Scheitelzellen. Vergr. 115. Nacheinander sind aufgetreten die Wände *I* und *II*. Die Zelle zwischen ihnen ist längs und ihre Tochterzellen sind quer geteilt. Auf *II* ist *O* gefolgt. Aus den Zellen über *1* und *1'* sind die beiden Scheitelzellen entstanden, aus der Zelle über *1* durch die Wände *2* und *3* und der über *1'* durch *2'*.

Fig. 3 und 4. Zwei Stadien eines Prothalliums. Späte Anlage der Scheitelzellen. Vergr. 115.

Fig. 5. Borsten der Unterseite. Links von ihnen sind die Archegonien zu denken. Vergr. 115.

Fig. 6. Adventivthallus. Am Rande Antheridien *A*. Die Scheitelzelle wächst zu einem Faden aus. Vergr. 115.

ältesten Zellen des Protonemastadiums sowie am Prothalliumrande. Sie wachsen alle auf das Licht zu. Haben sie bessere Beleuchtung erreicht, so bilden sich transversal phototropisch einstellende Zellflächen ähnlich dem Mutterprothallium. Sie wachsen mit zweischneidiger Scheitelzelle, wie es die Figuren H 1 und 2 Taf. II erläutern. In der Textfig. 6 sehen wir einen anderen Adventivthallus, der auf einzelliger Basis in die Luft wuchs. Die Schwere der Zellfläche zog ihn wieder nach unten, worauf die Beleuchtung wegen der ringsum sprossenden Fäden wieder geringer wurde. Das mag der Grund sein, weshalb die Scheitelzelle gerade zu einem neuen Faden auswächst (Textfig. 6, S). Die Adventivthalli trugen viele Antheridien. In der Fig. 6 erkennt man sie an den vorderen Enden der Segmente (A).

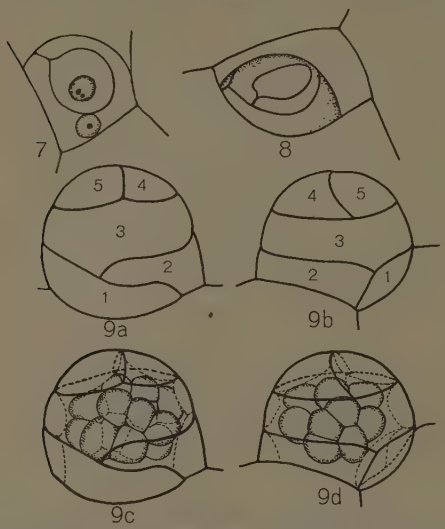


Fig. 7. Alsophila australis. Antheridium im Zweizellstadium. Nach einem Präparat. Vergr. 500.

Fig. 8. Antheridium im Dreizellstadium. Nach einem lebenden Objekt. Vergr. 500.

Fig. 9a. Randständiges Antheridium. *1, 2, 3*, nacheinander entstandene Wandzellen. Vergr. 500.

Fig. 9b. Dasselbe Antheridium von der entgegengesetzten Seite. Vergr. 500.

Fig. 9c. Wie 9a mit den Spermatozoidmutterzellen. Vergr. 500.

Fig. 9d. Wie 9b mit den Spermatozoidmutterzellen. Vergr. 500.

Die ersten Antheridien erscheinen 2 Monate nach der Sporenaussaat. Sie sitzen auf den seitlichen, einschichtigen Flügeln des Prothalliums, während die Archegonien, welche ich nach 4 Monaten zum erstenmal sah, dicht hinter der Scheitelbucht auf dem mehrschichtigen, mittleren Teil entstehen. Sie werden von borstenförmigen Haargebilden umgeben (Textfig. 5), die von allen Seiten nach den Archegonien hin geneigt sind. Der Archegonhals ist kurz. Viele Prothallien, besonders die im dichten Bestand, tragen nur Antheridien.

Das Studium des Baues der Antheridien der Cyatheaceen, der im Grunde bei allen Arten der Familie derselbe ist, hat früheren Unter-

suchern manche Schwierigkeiten bereitet, vor allem wohl deshalb, weil man das Polypodiaceenantheridium als Ausgangsform nahm und von ihm das der Cyatheaceen abzuleiten versuchte. Kny (1870) stellte in der Ringzelle des Antheridiums von Cibotium eine querverlaufende „Zwischenmembran" fest. Bauke (1876) klärte die Sachlage in vieler Hinsicht an Cyathea auf. Schlumberger (1911) fand Übergänge von den Prothallien der Polypodiaceen zu denen der Cyatheaceen in den Gattungen Woodsia und Diacalpe besonders auf Grund der Antheridienentwicklung. Die Arbeit von Stockey (1930) gibt an Hand vieler Figuren eine Gesamtübersicht über die verschieden gestalteten Formen der Antheridien fast aller Cyatheaceen. Ich vermisse jedoch gänzlich eine Angabe über die Entstehungsweise und den allen Arten zugrunde liegenden gemeinsamen Bau. Deshalb habe ich versucht, an Hand lebender Objekte und an Totalpräparaten mir ein Bild der Entwicklung zu machen, das ich kurz wiedergeben möchte.

Auf der Unterseite eines Prothalliums wölbt sich im vorderen Teil einer der langgestreckten Zellen die Zellwand vor, und eine horizontale Wand macht diese Vorwölbung zur Mutterzelle des Antheridiums. In ihr tritt eine bogenförmige Wand auf, die unten auf die Basalwand sich leierförmig aufsetzt und die halbkugelige Außenwand oben in einer Bogenlinie mit zwei seitlich herablaufenden Enden trifft. Es ist dadurch eine hufeisenförmige Antheridiumwandzelle gebildet worden. Man vergleiche hierzu die Zelle 1 der Textfig. 9a und 9b.

Die Wand kann verschieden weit herumlaufen. In Fig. 6 treffen ihre beiden Enden zusammen und setzen gemeinsam auf die Außenwand auf. Die innere Zelle wächst alsdann rascher und liefert bei einer neuen Teilung auf dieselbe Weise eine zweite Wandungszelle, die jetzt auf der Innenwand der ersten aufsitzt, wie man es wieder aus den Fig. 9a und b ersehen kann. Die nächste Teilung der Innenzelle gibt häufig eine vollständig geschlossene Ringzelle (Zelle 3 in Fig. 9a und b), wie sie von den Polypodiaceen her bekannt ist, aber man findet auch den Fall, daß die Teilung nach demselben Typus verläuft wie die vorhergehenden. Bei der nächsten Teilung wird die Deckelzelle gebildet. Eine horizontale Wand, die rundum auf die Innenfläche der vorhergebildeten aufstößt, stellt eine nun allseitig eingeschlossene Innenzelle her. Aus ihr werden wie bei den Polypodiaceen durch mehrere Teilungsschritte die Spermatozoidmutterzellen gebildet. Von den Wandzellen ist nur noch die Deckelzelle teilungsfähig. Sie zerfällt durch eine schwach gekrümmte Wand in eine halbmondförmige Zelle 4 und in die eigentliche Deckelzelle 5, die beim Öffnen des Antheridiums

abgestoßen wird. — Da bei Alsophila australis die Anzahl der Antheridienwandzellen und ihre Formen verschieden sein können, erhält man ganz verschieden aussehende Antheridien. Die Herleitung des Polypodiaceenantheridiums aus dem der Cyatheaceen, die ich auf S. 60 zu geben versucht habe, scheint mir einfacher und natürlicher als der umgekehrte Weg.

3. Polypodiaceen.

Dryopteris filix mas Sw. (Taf. II, Fig. E, F, G).

Über Dryopteris filix mas findet sich in der Literatur eine große Anzahl von Arbeiten. Man hat vornehmlich an dieser Art die Teilungsgesetze der Farnprothallien studiert. Wenn ich hier nochmals von einer kleinen Untersuchung berichte, so geschieht es deshalb, damit eine Reihe von Zeichnungen entwicklungsgeschichtlicher Stadien ein und denselben Objektes auch von Dryopteris filix mas vorliegen, und weil diese Prothallien gut die Einwirkung der äußeren Faktoren auf die Gestalt und die Entwicklungsweise zeigen.

(Die Tabellen: Sommerkultur [Fig. F 1—13] und
Winterkultur [Fig. E 1—16] siehe S. 67.)

Die Reihe E zeigt ein Prothallium einer Kultur aus dem Winter (mittlere Tagestemperatur 17° C); F ist ein im Sommer gewachsenes Prothallium (mittlere Tagestemperatur 21° C). Im Sommer bestanden alle Zellfäden aus zwei, höchstens drei Zellen, und es trat alsdann schon die erste Längswand auf, welche die Flächenbildung einleitete, während im Winter entsprechend der etwa halb so langen Belichtungszeit die Fäden sechs oder mehr Zellen hatten, wie man aus den Figuren E ersieht. Auch unterschieden sich die Gestalten der älteren Prothallien. Im Februar waren längere, dagegen im Juni breitere Formen vorherrschend. Um den Unterschied der Wachstumsgeschwindigkeit der Winter- und Sommerprothallien deutlich vor Augen zu führen, wurden in beiden Fällen von Fig. 3 bzw. Fig. 4 ab die Gesamtflächen der Originalfiguren (340fache Vergrößerung), die den Volumengrößen annähernd proportional sind, ausgemessen und mit Hilfe des Alters als Abszisse die Kurven I und II (Fig. 10) hergestellt. Die Messungen wurden mit einem Präzisionsstangenplanimeter System Pregél ausgeführt. Die verschiedene Zelldicke, die Vorwölbung der einzelnen Zellen nach oben und unten sowie die größere Dicke in der Mitte älterer Prothallien mußten dabei natürlich unberücksichtigt bleiben. Dies sind aber alles nur geringe Fehlerquellen, da sich bei Annahme einer mittleren Dicke die vorhandenen Fehler ausgleichen.

Die Steigung der Kurven charakterisiert die Wachstumsgeschwindigkeit (Steigung im mathematischen Sinne). Deutlich ist der Unterschied

Sommerkultur (Fig. F 1—13).

Fig. F Nr.	Zeit der Aufnahme 1931	Alter vom 18. 5. 8⁰⁰ h ab in Std.	Gesamtfläche in cm²
1	10. 5. 16⁰⁰ h	—	—
2	12. 5. 16⁰⁰	—	—
3	15. 5. 8³⁰	—	—
4	18. 5. 8⁰⁰	0	3
5	20. 5. 19⁰⁰	59	7,2
6	22. 5. 16⁰⁰	103	12,8
7	25. 5. 20⁰⁰	179	42
8	27. 5. 16⁰⁰	213	84
9	29. 5. 11⁰⁰	256	152
10	1. 6. 20⁰⁰	330	346

Winterkultur (Fig. E 1—16).

Fig. E Nr.	Zeit der Aufnahme 1932	Alter vom 11. 2. 10⁰⁰ h ab in Std.	Flächengröße der Originalfiguren in cm²		
			Gesamtfläche	Fläche zwischen den Wänden	
				IV u. V	V, 1 u. 2
1	9. 2. 12⁰⁰ h	—	—	—	—
2	10. 2. 13⁰⁰	—	—	—	—
3	11. 2. 10⁰⁰	—	—	—	—
3	11. 2. 10⁰⁰	0	6	—	—
4	11. 2. 18⁰⁰	8	7	—	—
5	12. 2. 14⁰⁰	28	8	3	—
6	13. 2. 15⁰⁰	53	10	4	1,6
7	14. 2. 15⁰⁰	77	12	5	2,2
8	15. 2. 19⁰⁰	105	19	7	3,2
9	16. 2. 19⁰⁰	129	25	9	4,2
10	17. 2. 20⁰⁰	145	34	13	6,5
11	18. 2. 17⁰⁰	175	44	15	10
12	19. 2. 20⁰⁰	202	62	24	14
13	21. 2. 14⁰⁰	244	100	42	25
14	23. 2. 10⁰⁰	288	134	55	30
15	25. 2. 14⁰⁰	340	188	69	64
16	28. 2. 13⁰⁰	411	—	82	120
—	1. 3. 14⁰⁰	460	—	87	152

zwischen den beiden Kurven. Kurve I steigt viel schneller als II, das Wachstum im Sommer ging also bedeutend rascher vor sich als im Winter.

Die Kurven III und IV geben das Wachstum des Stückes zwischen den Wänden IV und V, und zwischen V und 1 und 2 wieder (vgl. Fig. E 16). Die Kurven der Flächengröße dieser Segmente haben zuerst eine geringe, dann eine größere Steigung, die ein Maximum erreicht und dann wieder abnimmt. Man sieht leicht ein, daß ihre Differentialkurven, welche die Wachstumsgeschwindigkeiten anzeigen, Variations- oder Zufallskurven sind.

Zum Entwicklungsverlauf der Prothallien seien noch einige Worte gesagt. Die ovalen, braunen Sporen (Textfig. 1a) haben eine mittlere Länge von 52 μ und eine Breite von 33 μ. Sie tragen unregelmäßige Falten. Ihre Keimzeit betrug 6 Tage. Aus dem Längsriß tritt zuerst eine stumpfe Rhizoidspitze hervor. Sie ist schon von der Mutterzelle durch eine Wand getrennt und wächst zu zwei dünnen Rhizoidschläuchen aus, wie es Beck (1879) schon beobachtete, oder der zweite Schlauch bleibt nur ein Höcker an der verdickten Rhizoidbasis des ersten. Die ersten Längswände erscheinen in mehreren — in der Regel drei — Zellen des Vorderendes zu gleicher Zeit. Die Flächenbildung geht dann von diesen drei Zellen aus (Fig. 4).

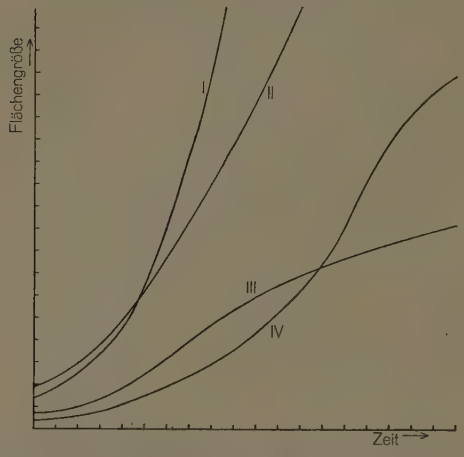


Fig. 10. Dryopteris filix mas. *I.* Kurve des Flächenwachstums eines im Sommer gewachsenen Prothalliums. *II.* Flächenwachstum eines im Winter gewachsenen Prothalliums. *III.* Flächenwachstum des Querstreifens zwischen Wand *IV* und *V*. (Taf. II, E). *IV.* Flächenwachstum der beiden Segmente zwischen *V* und *1*, und *V* und *2* (Taf. II, E).

Die Scheitelzelle entsteht immer aus der vordersten Zelle des Fadens, und zwar in der Regel aus der kleineren der beiden durch die Längswand entstandenen Tochterzellen. Die andere nimmt an Größe schneller zu, teilt sich quer (Fig. E 6) und verliert nach Bildung einer Papille bald ihr Teilungsvermögen. Nach den Angaben von Jakowatz (1901) soll der Faden mit einer Endpapille abschließen. Ich habe das nie konstatieren können und kann die Angaben von Pedersen (1875) bestätigen, der eine solche Endpapille nur ein einziges Mal fand. Jakowatz hält die Prothallien, die Pedersen beobachtete, für anomal. Nach den fünf- bis zehnzelligen Protonemastadien von Jakowatz zu urteilen dürfte gerade das Umgekehrte der Fall sein. Auch Prantl (1878) erwähnt in seiner Arbeit nichts von einer Endpapille. Im Gegensatz zu Jakowatz habe ich auch nie die Scheitelzelle aus einer anderen als der vordersten Fadenzelle entstehen sehen. Entwicklungsgeschichtliche Schlüsse aus Beobachtungen an verschiedenen Objekten können leicht zu falschen Anschauungen führen.

Für die Einzelheiten verweise ich ohne weitere Erläuterungen auf die Figuren der Reihen E und F.

Die Fig. G 1—4 zeigen ein Prothallium, dessen Wand O längere Zeit Symmetrieebene ist, und der beiderseitig bogenförmige Wände aufsitzen, wie wir es bei Angiopteris evecta (Taf. I, Fig. C 7—11) beobachtet haben. Eine Scheitelzelle entsteht erst in dem schon recht großen Prothallium der Fig. G 3 auf der linken Seite. — Papillen, wie sie zuerst am Rande zu sehen sind, erscheinen später zahlreich auf Ober- und Unterseite. Sie trugen einige kleine Chlorophyllkörner in dem verdickten Köpfchen und waren oft nach dem Licht zu gekrümmt.

Häufig verzweigten sich die aus den Sporen entstandenen Zellfäden. Jeder der Fäden kann eine Zellfläche hervorbringen. Die Entstehungsweise eines solchen verzweigten Prothalliums von Pteridium aquilinum findet man bei Gerhardt (1927). Goebel sieht in der Verzweigung ein Merkmal der Verwandtschaft der Polypodiaceen mit den Hymenophyllaceen.

Zuletzt sei einiges über die Geschlechtsverhältnisse der Prothallien gesagt. Ich fand:

1. Nur Antheridien tragende Prothallien. Sie waren stark gekräuselt, wuchsen zu unregelmäßigen Zipfeln aus und trugen die Antheridien am Rande und auf der Ober- und der Unterseite.
2. Nur Archegonien tragende Prothallien von stattlicher Größe. Antheridien traten nach 4, Archegonien nach 6 Wochen auf.

Doryopteris pedata Fée var. palmata Willd. (Pteris palmata) (Taf. III, Fig. I 1—19).

Die Sporen von Doryopteris palmata (Textfig. 1 f) sind bei ihrer Entstehung tetraedrisch, runden sich später aber ziemlich stark ab. Sie erscheinen goldgelb. Ihr Durchmesser beträgt im Mittel 38 μ. Die Oberfläche besitzt unregelmäßige, vorspringende Falten.

Fig. I Nr.	Zeit der Aufnahme 1931	Fig. I Nr.	Zeit der Aufnahme 1931
1	21. 5. 18^{00} h	11	8. 6. 8^{30} h
2	22. 5. 20^{00}	12	10. 6. 19^{45}
3	25. 5. 20^{30}	13	12. 6. 14^{45}
4	27. 5. 15^{00}	14	14. 6. 21^{00}
5	28. 5. 15^{30}	15	16. 6. 15^{40}
6	29. 5. 16^{30}	16	18. 6. 16^{20}
7	30. 5. 10^{40}	17	21. 6. 16^{00}
8	1. 6. 10^{45}	18	25. 6. 20^{00}
9	3. 6. 13^{00}	19	30. 6. 9^{00}
10	5. 6. 18^{00}		

Die zur Aussaat verwendeten Sporen waren 2 Jahre alt. Einzelne keimten schon nach 8 Tagen, und nach 20 Tagen waren fast alle gekeimt. Die Keimfähigkeit dieser Sporen hatte sich demnach gut erhalten. Beim Aufplatzen der Naht ist der Sporeninhalt noch hell. Die Keimung schreitet langsam fort, und ganz allmählich wird das Ergrünen des Zellinhaltes wahrnehmbar. Übereinstimmend mit Lampa (1901) konnte ich feststellen, daß auch die gesamte Entwicklung langsam vor sich geht. Die Fig. I, 1 ist 20 Tage nach der Sporenaussaat aufgenommen. Der Zellfaden besteht aus fünf bis sechs Zellen. Er wird länger als der von Dryopteris filix mas, der zu gleicher Zeit und unter gleichen Bedingungen gewachsen war. Die Flächenbildung geht von den beiden vordersten Zellen aus. Die Längswand O (Fig. 3) erzeugt eine linke und eine rechte Tochterzelle. In der letzteren liefert eine zu den Querwänden des Zellfadens parallele Wand nach vorn die Scheitelzelle. Sie ist anfänglich sehr breit und wird erst durch einige Teilungen schmäler. In Fig. 5 entsteht durch eine Längswand ein dreieckiges, rechts gelegenes Segment. In ihm liefern einander parallele Wände bis zu Fig. 9 mehrere Zellen, welche durch Perikline aufgeteilt werden. Dabei bleibt vorn stets eine dreieckige Zelle erhalten. Ganz ähnlich geht die Teilung links vor sich. Besonders in Fig. 12 kann man erkennen, daß die dreieckige Zelle Z als einschneidige Scheitelzelle funktioniert hat, indem sie nacheinander mehrere Segmente nach einer Seite bildete.

Die ursprüngliche Scheitelzelle bildet nur fünf Wände, abwechselnd nach rechts und links. Von Fig. 9 stellt sie ihre Segmentbildungen ein und wird in Fig. 11 durch eine perikline Wand geteilt. Die Scheitelbucht ist bald ganz verschwunden. Das Erlöschen der Scheitelzelle steht im Zusammenhang mit dem Entstehen einer seitlichen neuen (Fig. 9). Sie stammt aus der vorletzten Gliederzelle des Fadens, wie man leicht feststellen kann. Sie teilt sich in der gewöhnlichen Weise. Die Segmente gehen nach Auftreten perikliner und antikliner Wände bald in den Dauerzustand über. Die Segmentzahl beträgt hier 7, sie schwankt zwischen 6 und 14.

Charakteristisch für Doryopteris palmata ist die breite Form (Fig. 18) und die breite, flache Scheitelkante. Da die Kultur umgekehrt stand, zeigen meine Abbildungen die Unterseite des Prothalliums. Man kann die Lage und Entstehung der Rhizoiden, Antheridien (Fig. 19, A) und Archegonien verfolgen. Sie erschienen an 2 Monate alten Prothallien und, soweit meine Beobachtungen reichen, immer an getrennten Pflänzchen. Zwittrige Prothallien habe ich nie gefunden. Die Arche-

gonien saßen in großer Zahl (über 100) auf dem dicken, breiten Mittelpolster, von dem aus die seitlichen Teile schief nach oben standen. Später wuchs die Scheitelbucht in einen reich mit Archegonien besetzten Lappen oder in einen zylinderförmigen Körper aus, wie es Waldmann (1927) für Athyrium alpestre Rylands angibt. Bei Prothallien, die nach Befruchtung ein Keimpflänzchen trugen, trat diese Erscheinung nicht ein. Die Befruchtung führte ich herbei, indem ich die Kultur 1 Stunde lang unter Leitungswasser setzte. — Die Prothallien sind sehr ausdauernd. Nach einem Jahr waren sie zu einem langen, robusten Gebilde ausgewachsen und produzierten noch Archegonien.

Adiantum macrophyllum Sm. (Taf. III, Fig. K 1—18, J, 1—10).

Die braunen Sporen wurden am 29. April 1931 ausgesät. Sie sind tetraedrisch mit nach innen gewölbten Flächen (Textfig. 1e). Ihre mittlere Größe beträgt 41 μ. Die Oberfläche trägt eine feine Granulierung. In bezug auf die Keimfähigkeit sei auf die betreffenden Versuche S. 54 verwiesen.

Fig. K Nr.	Zeit der Aufnahme 1931	Fig. K Nr.	Zeit der Aufnahme 1931
1	18. 5. —	10	8. 6. 16^{00} h
2	20. 5. —	11	10. 6. 21^{25}
3	23. 5. —	12	12. 6. 17^{20}
4	27. 5. —	13	15. 6. 19^{50}
5	28. 5. —	14	17. 6. 15^{00}
6	29. 5. 18^{30} h	15	19. 6. 16^{00}
7	1. 6. 21^{00}	16	21. 6. 8^{10}
8	3. 6. 18^{30}	17	24. 6. 6^{30}
9	5. 6. 20^{00}	18	27. 6. 20^{15}

Von den 2 Monate alten Sporen keimten nur noch 20% und zwar vom 16.—26. Tag nach der Aussaat. Dieses „Nachkeimen“ wird auch von Nagai (1914) angegeben.

Der Zellfaden der im Sommer bei guter Belichtung gezogenen Prothallien war zwei bis drei Zellen lang. Die Fig. K 1—18, Taf. III geben einen Entwicklungsgang von der Keimung bis zur Geschlechtsreife wieder. Die Scheitelzelle geht aus der vordersten Gliederzelle hervor (Fig. K 3—5), die durch eine schiefstehende Längswand geteilt wird. In dem Fall J 1—10 erfuhr die Scheitelzelle nur fünf Teilungen durch Segmentwände und wurde dann durch eine Perikline zu einem Scheitelmeristem aufgelöst. In dem auf Taf. III abgebildeten Prothallium K sind 11 Segmente entstanden. In der Fig. 18 treten drei Antheridien A auf der Unterseite auf, die in den Figuren dem Be-

schauer zugekehrt ist. Kein Prothallium hatte eine eigentliche Scheitelbucht. Von einem gewissen Alter ab wuchsen die Prothallien kaum noch in die Breite sondern nur in die Länge, und es entstanden 1—2 cm lange, bandförmige Pflänzchen, die in der Mitte nur dreischichtig waren, während der größere Teil der Fläche aus einer Zellschicht bestand. — Die Rhizoiden sind glashell und stehen schnurgerade von dem Prothallium ab. Sie entspringen auf der ganzen Unterseite bis gegen den Scheitel hin. Ich fand häufig solche, die eine größere Zahl von Chloroplasten enthielten. Bei der im Winter wachsenden Kultur endigten einzelne der Fadenstadien in einer langen, dünnen Zelle, die ein Mittelding zwischen Assimilationszelle und Rhizoid darstellte.

Zum Schluß sei noch etwas über die Geschlechtsverhältnisse gesagt. Ich fand:

1. Prothallien nur mit Antheridien, die vorwiegend auf dem mittleren Streifen und nur vereinzelt seitlich saßen.
2. Prothallien mit Antheridien und Archegonien, von denen die letzteren sich nur auf der Mittelrippe befanden, während die Antheridien teils zwischen ihnen zerstreut waren, teils um sie herum saßen unter Bevorzugung der Flanken und des hinteren Endes.

Die Antheridien haben eine geteilte Deckelzelle. In der obersten Ringzelle beobachtet man oft eine seitlich herablaufende Wand, d. h. die Ringwand, die hier ähnlich wie bei Alsophila verläuft, sitzt dort der Außenwand auf. Man findet eingebettete Antheridien und auch solche, die durch besonderes Wachstum der Prothalliumzellen emporgehoben sind.

Platycerium Willinkii Moore (Taf. IV, L 1—21 und 22 a, b).

Der epiphytische Farn Platycerium Willinkii hat große, bohnenförmige, mit einer kurzen Bauchnaht versehene Sporen, deren Länge im Mittel 53 μ beträgt. Wie die Textfig. 1 b erkennen läßt, ist der Sporeninhalt bedeutend größer als der von der gleich langen Spore von Dryopteris filix mas, denn bei der letzteren wurde der große Faltensaum mitgemessen. — Entsprechend der Größe und vielleicht auch wegen der Durchsichtigkeit und geringen Dicke des Exospors keimten frische Sporen von Platycerium Willinkii schon nach 3 Tagen und zwar alle gleichzeitig. Bei 4 Monate alten Sporen trat die Keimung auf Meyerscher Nährlösung am 7. Tage, auf Knopscher erst am 10. Tage nach der Keimung ein. Bei der ruhenden Spore liegt der Zellkern von einer größeren Plasmamenge umgeben direkt hinter der Sporennaht. Der übrige Teil der Spore ist von gelben Ölkugeln erfüllt. Wenn

die Hülle bei der Keimung geplatzt ist, bemerkt man an der klaffenden Öffnung eine Vorwölbung, die bald zum Rhizoid wird (Textfig. 11). Nachdem sich dieses erste Rhizoid und die Trennungswand gebildet haben, wandern Kern und Cytoplasma der anderen Zelle nach der Lichtseite hin. Ich konnte diese Verhältnisse gut beobachten und habe in der Textfig. 11 einige keimende Sporen in natürlicher Lage zueinander auf dem Nährboden gezeichnet. Der Pfeil ist die Projektion der mittleren Lichtrichtung. Man erkennt schon an der Richtung der jungen Rhizoiden, daß sie negativ heliotropisch wachsen.

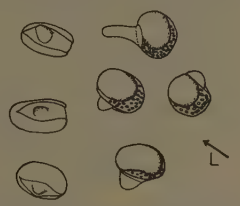


Fig. 11. Platycerium Willinkii. Sieben keimende Sporen. Vergr. 115.

Alle Rhizoiden sind schon von Anfang an braun. Bauke (1878) stellte dasselbe für Platycerium grande fest. Er gibt an, daß die Endzelle des Fadens eine Papille erhält und zur Dauerzelle wird, und daß die Scheitelzelle aus einer der hinteren Zellen hervorgeht. Prantl (1878) konnte diese Angaben bei Platycerium nicht bestätigen und meine Untersuchungen geben ihm für Pl. Willinkii und Pl. Hillii recht. Es mag jedoch unter anderen Kulturbedingungen auch eine Endpapille und ein seitliches Meristem gebildet werden. Strascewski (1916) untersuchte die Prothallien von Platycerium Stemmaria, Willinkii, Hillii und bifurcatum. Er schreibt: „Die einzelnen Arten stimmten in der Keimung und weiteren Entwicklung des Prothalliums überein." Meine Entwicklungsreihe von Pl. Willinkii mag deshalb ein charakteristisches Bild für die ganze Gattung geben.

Fig. L Nr.	Zeit der Aufnahme 1931	Fig. L Nr.	Zeit der Aufnahme 1931
1	20. 6. 19^{30} h	12	9. 7. 16^{10} h
2	22. 6. 19^{00}	13	11. 7. 17^{15}
3	24. 6. 21^{15}	14	13. 7. 16^{15}
4	26. 6. 19^{00}	15	15. 7. 8^{00}
5	28. 6. 8^{00}	16	17. 7. 20^{00}
6	29. 6. 9^{15}	17	20. 7. 16^{45}
7	30. 6. 20^{00}	18	23. 7. 18^{30}
8	2. 7. 17^{45}	19	26. 7. 18^{00}
9	4. 7. 19^{00}	20	29. 7. 8^{50}
10	6. 7. 8^{45}	21	31. 7. 15^{00}
11	8. 7. 8^{20}		

Wenn die Sporenzelle etwas in die Länge gewachsen ist, teilt eine Querwand den chlorophyllhaltigen vorderen Teil als erste Gliederzelle ab, und in der hinteren verbleibt der ganze Reservestoffvorrat an Öl.

Er wird erst allmählich verbraucht. Der fünfzellige Faden in Fig. 3 wird durch drei Längswände in den drei vordersten Zellen zur Zellfläche. In den Tochterzellen der Spitzenzelle entstehen in Fig. 6 zwei zur Medianwand symmetrische Wände, worauf in Fig. 7 aus der rechten vordersten Hälfte die Scheitelzelle hervorgeht. Sie erfährt nur zwei Teilungen, und geht dann in eine vielzellige Scheitelkante über. Bei allen Prothallien, die ich von Pl. Willinkii zeichnete, spielte die Scheitelzelle keine große Rolle. Sie bildete im Höchstfall sechs Segmente. Bei anderen Vorkeimen war sie gar nicht vorhanden. — An der Flächenbildung nehmen auch einige der hinteren Zellen des Fadens Anteil, indem nacheinander mehrere Längswände erscheinen. Über alle Einzelheiten geben die Figuren Auskunft. — Die kleinen, konisch zugespitzten Papillen am Rande sind ein Erkennungsmerkmal der Art. Sie sind bei Pl. Hillii kurz zylindrisch. Die Zeichnungen aus dem Nachlaß von Bauke lassen an den Papillen sofort die Gattung Platycerium erkennen.

Ältere Prothallien sind schwärzlichgrün. Sie tragen mehrzellige Drüsenhaare auf der Fläche. Die Deckelzelle der Antheridien wird durch eine gebogene Wand ähnlich der bei Woodsia und Diacalpe (Goebel: Spezielle Organographie) geteilt, ein Merkmal, das auf die Cyatheaceen hinweist. Pl. Willinkii neigt zu Adventivbildungen. Es kommen zwei verschiedene Typen derselben vor: In einem Fall bekam eine größere Randpartie meristematischen Charakter und wuchs zu einem breiten Thallus aus (Fig. 22 b, Taf. III). Den anderen Fall stellt Fig. 22 a dar. Es wächst ein zylindrischer Faden aus, der vorn eine Fläche bildet, welche sich später als selbstständiges Prothallium loslösen kann. Die Ablösungsstelle ist in der Figur zu sehen. Eine Scheitelzelle konnte ich bei solchen Prothallien nicht finden. Sie stehen dadurch im Gegensatz zu den Adventivprothallien von Alsophila australis.

Ich fand in meinen Kulturen Prothallien mit Antheridien und solche mit Archegonien, aber niemals beide auf einem Pflänzchen. Die Antheridien tragenden Prothallien waren kleiner als diejenigen mit Archegonien; die ersteren erzeugten leicht Adventivsprosse und bildeten stets Antheridien in großer Zahl.

Davallia bullata Wall. (Taf. IV, Fig. M, N, O).

Prothallien aus der Gruppe der Davalliaceen wurden von Heim (1896) untersucht, und bei allen eine endständige Papille des Keimfadens und seitliches Meristem festgestellt. Im botanischen Nachlaß von Bauke findet man eine Zeichnung von Davallia pyxidata mit Endpapille und seitlich in der dritten Zelle angelegter Scheitelzelle. Ich untersuchte die Prothallien von Davallia bullata.

Die Sporen haben ein schwach gewelltes, durchsichtiges Exospor und enthalten gelbe Öltropfen als Reservestoff. Sie sind bohnenförmig und im Mittel 42 μ lang (Textfig. 1 i). Bei der Keimung treten das erste Rhizoid und eine reichlich chlorophyllhaltige Zellvorwölbung gleichzeitig hervor. Aus dieser wird die erste Gliederzelle, deren Breite nur die Hälfte der Dicke der Basalzelle beträgt. Die Sporenhülle reißt nicht weiter auf als die Naht reicht, und das Rhizoid und die Gliederzelle füllen die Öffnung aus.

Fig. M Nr.	Zeit der Aufnahme 1931	Fig. M Nr.	Zeit der Aufnahme 1931
1	21. 6. 16^{20} h	9	4. 7. 18^{00} h
2	23. 6. 17^{00}	10	6. 7. 18^{00}
3	25. 6. 18^{30}	11	8. 7. 22^{15}
4	27. 6. 16^{30}	12	10. 7. 8^{30}
5	29. 6. 10^{00}	13	11. 7. 18^{30}
6	30. 6. 18^{30}	14	14. 7. 8^{45}
7	1. 7. 19^{30}	15	16. 7. 20^{30}
8	2. 7. 15^{10}	16	18. 7. 16^{30}

Alle Sporen keimten zu gleicher Zeit. Der Zellfaden erreichte im Sommer eine Länge von drei bis vier Zellen, bis die Flächenbildung einsetzte. Sie beginnt mit einer Längswand in der mittelsten Fadenzelle. Zu gleicher Zeit bildet die Endzelle eine Papille (Fig. M 3) und erfährt in den Figuren 5 und 6 noch zwei Querteilungen. Aus der vorhergehenden Zelle, die durch eine erste Wand in eine linke und eine rechte Tochterzelle zerfallen ist (Fig. 4), wird rechts die Scheitelzelle gebildet. Dort, wo sie liegt, ist sofort eine Einbuchtung wahrzunehmen. Durch die Teilungen der Scheitelzelle wird die Papille allmählich auf die Seite verlagert, wodurch die Prothallien symmetrischer werden. Manche bleiben aber so asymmetrisch wie das der Reihe N. Am Rand, besonders an der vorderen Ecke eines Segmentes und später auch auf der Fläche kommen kurze Papillen hervor. Sie enthalten sehr kleine Chlorophyllkörner und scheiden einige Sekrettröpfchen aus.

Die Reihe N gibt ebenfalls ein Prothallium mit seitlicher Meristembildung wieder. Wir finden hier aber keine Papillen. Sie entstehen erst in einem späteren Stadium. Eine andere Entwicklungsweise hat die Scheitelzelle bei O. Sie entstammt der Endzelle des Fadens und ihre Bildung läßt sich in Fig. 3 und 4 verfolgen. Daß seitliche und apikale Bildung des Meristems bei derselben Art vorkommt, gibt Goebel (1888) für Asplenium Nidus an. Wahrscheinlich tritt gelegentlich unter gewissen Bedingungen ein seitliches Meristem auch bei anderen mit Papillen versehenen Prothallien auf.

Gewöhnlich wölbten sich die Vorkeime unter der Wirkung des Lichtes sehr stark und konnten nicht mehr gezeichnet werden. Die etwas deformierte Fig. M 10 zeigt diese Wölbung. Es gelang mir im vorliegenden Falle, das Prothallium wieder an die Unterlage anzudrücken. Hinter dem Meristem auf der Unterseite sitzen vielzellige Haare. Sie sind unregelmäßig verteilt und bestehen aus einer, zuweilen aus zwei Zellreihen, tragen einige Papillen und können so gekrümmt sein, daß die Spitze wieder auf die Fläche stößt. Die gleichen Haare fand Döpp (1927) bei Asplenium ceterach L. Ich halte sie für den Borsten der Cyatheaceen homologe Gebilde (vgl. Textfig. 5).

Antheridien traten nach 7 Wochen auf und einige Zeit später auch Archegonien, und zwar getrennt auf verschiedenen Prothallien. Die Antheridien tragenden waren sehr gekräuselt.

Dryopteris parasitica (L) Ktze. (Aspidium molle Sw., Taf. V, Fig. P, Q).

Die zur Aussaat gelangten Sporen waren 4 Monate alt. Ihre Größe beträgt 41 μ. Sie sind bilateral und tragen einen gezackten Faltenmantel (Textfig. 1 k). Unter dem Mikroskop erscheint die Spore graubraun, eine größere Menge Sporenpulver sieht makroskopisch schwarz aus. Das am 27. April ausgesäte Material keimte nach 7 Tagen. Die erste Figur der Reihe P ist am 14. Tag aufgenommen, das Alter der übrigen Stadien geht aus der nachstehenden Tabelle hervor.

Fig. P Nr.	Zeit der Aufnahme 1931	Fig. P Nr.	Zeit der Aufnahme 1931
1	11. 5. 18^{00} h	8	23. 5. 10^{50} h
2	13. 5. 18^{00}	9	26. 5. 18^{00}
3	15. 5. 18^{00}	10	28. 5. 11^{00}
4	17. 5. 17^{00}	11	30. 5. 11^{40}
5	18. 5. 17^{30}	12	2. 6. 17^{20}
6	19. 5. 19^{00}	13	5. 6. 23^{00}
7	21. 5. 15^{10}	14	8. 6. 19^{00}

Die Teilungen sind in ihrem Gesamtverlauf denen bei Dryopteris filix mas sehr ähnlich. Das Fadenstadium bei Dryopteris parasitica ist länger. Es bestand bei der Kultur im Mai aus vier bis sechs Zellen. Die Längsteilungen beginnen in der zweiten oder dritten Zelle von vorn und pflanzen sich nach der Spitze zu fort (Fig. P 2, 3). In Fig. 2 ist die Scheitelzelle des Fadens noch ungeteilt. Sie liefert dann noch eine Querwand, wenn in den beiden folgenden Zellen die Längswände schon entstanden sind. Das gleiche war bei Davallia bullata der Fall. Die in der Spitzenzelle nahezu median verlaufende Wand

läßt in den beiden Fällen P und Q die linke Tochterzelle zur Scheitelzelle werden. Die rechte Hälfte liefert nur eine Reihe von Segmenten, indem die einander in der Richtung von hinten nach vorn folgenden Wände alle parallel verlaufen (Fig. 4—6), und tritt bald in den Ruhezustand. Ähnliche parallele Teilungsfolgen finden hinter der Wand IV statt; sie enden mit der Bildung eines Drüsenhaares. — Die Scheitelzelle funktioniert in bekannter Weise. Sie bildet 10—15 Segmente und geht dann in eine Scheitelkante über. Die Prothallien nehmen eine breite Herzform an. Bei einer Kultur im Winter war die sonst schmale Scheitelbucht besonders weit. In Fig. 12 ist bei * eine Wachstumsstörung dadurch eingetreten, daß die zwei Zellen sich nicht mehr teilen können, und es ist deshalb an dieser Stelle ein Einschnitt entstanden.

Die ersten Antheridien wurden nach 5 Wochen gefunden, und 1 Woche später sah ich auch schon Archegonien. Ich konnte die Prothallien lange erhalten. Sie wurden bis 2 cm lang und bestanden aus einer dicken Mittelrippe mit gewelltem Flügelsaum. Die Zellen am Rande waren in besonderer Weise differenziert. Sie hatten bei 3—4 Monate alten Prothallien schmale, lange Gestalt, die dadurch zustande kam, daß bei fortschreitendem Wachstum keine antiklinen Wände mehr auftraten. — Drüsenhaare, die an ihrem Ende verdickt sind, befinden sich auf Ober- und Unterseite. Außerdem kommen lange, spitze Haare am Rande und auf der Unterseite hinter dem Scheitelmeristem vor, ähnlich denen, die bei Goebel: Spezielle Organographie II, S. 959 von Polypodium obliquatum abgebildet sind. — Ich fand Prothallien mit Antheridien und andere mit Antheridien und Archegonien. Die Antheridien saßen in großer Zahl zwischen den in der Mitte gelegenen Archegonien und um sie herum und fanden sich nur ganz vereinzelt auf den einschichtigen Flügeln.

Woodsia ilvensis R. Br. (Taf. V, Fig. R und 27).

Fig. R Nr.	Zeit der Aufnahme 1931	Fig. R Nr.	Zeit der Aufnahme 1931
1	19. 9. 11^{00} h	14	7. 10. 11^{30} h
2	22. 9. 11^{30}	15	8. 10. 12^{30}
3	24. 9. 11^{00}	16	9. 10. 11^{00}
4	26. 9. 10^{50}	17	10. 10. 12^{00}
5	29. 9. 11^{00}	18	11. 10. 7^{20}
6	30. 9. 13^{00}	19	13. 10. 15^{30}
7	30. 9. 18^{00}	20	15. 10. 11^{15}
8	1. 10. 10^{50}	21	16. 10. 16^{30}
9	2. 10. 10^{30}	22	18. 10. 12^{00}
10	3. 10. 11^{00}	23	19. 10. 17^{00}
11	4. 10. 11^{30}	24	21. 10. 12^{50}
12	5. 10. 12^{00}	25	23. 10. 12^{30}
13	6. 10. 11^{30}	26	26. 10. 10^{10}

Die Gattung Woodsia wird systematisch in die Nähe von Dryopteris gestellt. Es ist auch im Gametophyten eine Ähnlichkeit vorhanden, wie man beim Vergleich von Woodsia ilvensis mit Dryopteris filix mas leicht sehen kann. — Woodsia ilvensis hat ellipsoidförmige Sporen von 48 μ Länge, die mit netzartig zusammenhängenden Falten besetzt sind (Textfig. 1 c) und eine lange Bauchnaht haben. Das Sporenmaterial war im August im Marburger botanischen Garten gesammelt worden. Bei einer Durchschnittstemperatur von 17° C keimten die Sporen nach 11 Tagen, Döpp (1927) fand eine Keimzeit von 14 Tagen bei 12°. Ein Teil der Sporen keimte nach. Indem die Zelle ein beträchtliches Volumen annimmt, sprengt sie die Sporenhülle fast rundum und bildet dann das erste Rhizoid. Über das Fadenstadium ist nichts besonderes zu sagen. Verzweigungen kommen häufig vor, aber nur ein Zweig wird zu einer Zellfläche.

Die Scheitelzelle entsteht in Fig. 6 aus der vordersten Gliederzelle. Diese hatte sich vorher etwas zugespitzt, und die schiefstehende Längswand machte die Zelle mit dem spitzen Winkel zur Scheitelzelle. Bei anderen Prothallien war die Spitze deutlicher und wurde zur Papille, die Scheitelzelle entstand dann seitlich auf ähnliche Weise, wie man es bei Davallia bullata gesehen hat. In den Zeichnungen läßt sich die Scheitelzelle bis zu Fig. 24 verfolgen. Alle neugebildeten Wände bei Woodsia ilvensis sind zuerst kaum sichtbar und erreichen auch später nur eine geringe Dicke. Die Prothallien reagieren auf das Licht leicht durch Krümmung. Das Meristem nimmt eine größere Randpartie ein und bildet ein zerschlitztes, mit Spitzen versehenes Prothallium (Übersichtsfig. 27, Taf. V). Kleine Papillen treten auch auf Ober- und Unterseite auf. Antheridien fand ich nach 9 Wochen. Sie haben zuweilen eine geteilte Deckelzelle, und es sind außer den typischen Polypodiaceenantheridien auch solche zu finden, welche genau so gebaut sind wie die von Alsophila australis. Zu der Übergangsreihe von den Polypodiaceen durch Woodsia obtusa und Diacalpe zu den Cyatheaceen hin, die Schlumberger (1911) aufstellte, gehört demnach auch Woodsia ilvensis hinzu. Archegonien entstanden erst, als im Januar die Tageshelligkeit an Intensität und Dauer zugenommen hatte. Sie befanden sich auf einem engbegrenzten Gebiet hinter dem Scheitelmeristem. Die Antheridien waren weiter hinten und seitlich von ihnen zu finden.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Marburg angefertigt. Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. P. Clausfen möchte ich herzlich danken für die rege Anteilnahme an meiner Arbeit und meiner Weiterbildung.

Literatur.

(Umfassendes Verzeichnis der Polypodiaceenliteratur bei Döpp in Pflanzenforschung, 1927. Heft 8.)

1892. Beddome, R. H., Handbook to the Ferns of British India. Calcutta 1892.

1896. Brebner, G., On the prothallus and embryo of Danaea simplex Rudge. Annals of Botany, **10**, 109—112, Taf. 9. 1896.

1894. Campbell, D. H., Observations on the development of Marattia Douglasii Baker. Annals of Bot., **8**, 1—20, Taf. I u. II. 1894.

1908. — The prothallium of Kaulfussia and Gleichenia. Annals du Jardin botanique de Buitenzorg, **22**, 69—102. 1908.

1911. — The Eusporangiatae. The Comparative Morphology of the Ophioglossaceae and Marattiaceae. Washington 1911.

1927. Döpp, W., Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforschung, Heft **8**, 1—58. 1927.

1892. Farmer, I. Bretland. On the embryogenie of Angiopteris evecta Hoffm. Annals of Bot., **6**, 265—270, Taf. XV. 1892.

1927. Gerhardt, E., Untersuchungen über die Vorkeimentwicklung einiger einheimischer Farne. 6 Taf. Diss. Marburg 1927.

1887. Goebel, K., Zur Keimesgeschichte einiger Farne. Annals du Jardin botanique de Buitenzorg, **7**, 74—119, Taf. 10—13, 1887.

1931. Hartman, M. E., Antheridial dehiscence in the Polypodiaceae. Bot. Gazette, **91**, 252—276, 27 Fig. 1931.

1927. Jung, R., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Metzgeria und einige Farnvorkeime. 10 Taf. Diss. Marburg 1927.

1887. Jonkman, H. T., Die geschlechtliche Generation der Marattiaceen. Bot. Zeitung **36**, 129—136 und 145—150.

1896. — Embryogenie von Angiopteris und Marattia. Bot. Zentralblatt, **66**, 49—52. 1896.

1927. Karpowicz, W., Studien über die Entwicklung der Prothallien und der ersten Sporophytblätter der einheimischen Farnkräuter. Bull. de l'Acad. Polonaise des Sciences et Lettres. Serie B, 1—26, Taf. 1—12. 1927.

1875. Luerssen, Chr., über die Entwicklungsgeschichte des Marattiaceenvorkeims. Bot. Zeitung, **33**, 535—536 und 547—548.

1929. Stephan, J., Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an einigen Farnen, I. Jahrb. für wiss. Bot., **70**, 707—742, 4 Textfig. 1929.

1930. Stockey, A. G., Prothallia of the Cyatheaceae. Bot. Gazette, **90**, 1—45, 186 Textfig. 1930.

1928. Waldmann, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einheimischer Polypodiaceen. 7 Taf. Diss. Marburg 1928.

Tafelerklärung.

(Vergrößerung der Figuren ca. 60 fach.)

Tafel I.

Fig. A *1—11*, B *1—13*, C *1—14*. Entwicklungsreihen dreier Prothallien von Angiopteris evecta.

Fig. D *1—24*. Prothallium von Alsophila australis.

Tafel II.

Fig. E *1—16*. Prothallium von Dryopteris filix mas, Winterkultur.

Fig. F *1—13*. Prothallium von Dryopteris filix mas, Sommerkultur.

Fig. G *1—5*. Prothallium von Dryopteris filix mas, abweichende Entwicklung.

Fig. H *1—2*. Alsophila australis, Adventivprothallium.

Tafel III.

Fig. I *1—19*. Prothallium von Doryopteris pedata var. palmata.

Fig. J *1—10*. Prothallium von Adiantum macrophyllum mit nur kurze Zeit funktionierender Scheitelzelle.

Fig. K *1—18*. Prothallium von Adiantum macrophyllum.

Tafel IV.

Fig. L *1—21*. Prothallium von Platycerium Willinkii.

Fig. *22 a, b*. Adventivthalli von Pl. Willinkii.

Fig. M *1—16*. Prothallium von Davallia bullata.

Fig. N *1—8*. Prothallium von Davallia bullata, ohne Randpapillen.

Fig. O *1—7*. Prothallium von Davallia bullata, Scheitelzelle aus der vordersten Fadenzelle hervorgehend.

Tafel V.

Fig. P *1—14*. Prothallium von Dryopteris parasitica.

Fig. Q *1—11*. Prothallium von Dryopteris parasitica.

Fig. R *1—26*. Prothallium von Woodsia ilvensis.

Fig. *27*. Übersichtsbild eines älteren Prothalliums von Woodsia ilvensis.

Einiges über die Beziehungen zwischen Blütenbildung und Tod der hapaxanthischen Pflanzen.

Von **Ludwig Schnee.**

Mit 8 Abbildungen im Text.

I.

Es ist eine verbreitete Ansicht, daß der Tod der hapaxanthischen Pflanzen auf eine durch Blüten- und Fruchtbildung hervorgerufene Erschöpfung zurückzuführen sei. Würde diese Auffassung eine richtige sein, so müßte eigentlich ein frühzeitiges Entfernen der die Erschöpfung bewirkenden Organe, also der Blüten, von Einfluß auf die Lebensdauer sein.

Doch so ist es nicht. Je 50 Pflanzen von:

Tagetes erectus L.,	Atriplex roseum L.,
Galinsoga quadriradiata R. u. Pav.,	Reseda odorata L.,
	Lepidium sativum L.,
Chrysanthemum segetum L.,	Sinapis arvensis L.,
Senecio vulgaris L.,	und Matthiola annua L.,

wurden in zwei Gruppen zu je 25 Stück eingeteilt, und unter gleichen Bedingungen gehalten[1]). Die eine Gruppe konnte sich ungestört entwickeln (Kontrollpflanzen), während der anderen alle Blüten, sowie sie makroskopisch in die Erscheinung traten, abgeschnitten wurden[2]). Eine derartige Behandlung hatte das Austreiben von Sprossen zur Folge, und zwar namentlich in den Achseln derjenigen Blätter, die den Blüten am nächsten gestanden hatten. Diese Achselsprosse, die den Kontrollpflanzen fast ganz fehlten, gingen nach Anlage weniger kleiner Blätter zur Bildung von Blüten über, deren Entfernung wiederum neue Achselsprosse hervorrief, bis schließlich nach mehrmaligem Entfernen der Blütenknospen keine Neuanlage von Sprossen mehr erfolgte.

Was die Lebensdauer der beiden Gruppen, also der Kontrollpflanzen einerseits und der „entblüteten" Pflanzen andererseits betrifft, so ließen

1) Die Versuche wurden nicht mit reinen Linien ausgeführt.

2) Bei den Cruciferen und Reseda wurden die Einzelblüten, bei den Kompositen die Blütenköpfe entfernt.

sich Unterschiede nicht beobachten[1]). Beide Gruppen gingen etwa zur gleichen Zeit ein.

Also (bei den oben angeführten Pflanzen) bewirkt Blütenentfernung keine Lebensverlängerung. —

Mit den gleichen, bereits oben erwähnten Arten wurden wiederum je zwei Gruppen zu 25 Stück gebildet. Wiederum stellte eine die Kontrollpflanze dar, während die andere, als bei ihr die ersten Blütenknospen erschienen, stark zurückgeschnitten wurde. Den Pflanzen wurden auf diese Weise zwei Drittel des oberirdischen Sprosses genommen. Die durch diese Behandlung hervorgerufenen Achselsprosse bildeten zunächst eine Reihe von Blättern, und gingen erst nach einiger[2]) Zeit zur Anlage von Blüten über. Ein nun erfolgendes Beschneiden bewirkte wiederum das Auftreten von Achselsprossen, die aber erkennbar schneller zur Blütenbildung gelangten. Dieses „Streben", immer schneller die Anlage von Blüten zu erreichen, zeigte sich nach weiteren Schnitten immer deutlicher.

In bezug auf die Lebensdauer ergaben sich zwischen Kontroll- und beschnittenen Pflanzen Unterschiede[3]). Und zwar ließ sich allgemein bei den untersuchten Arten feststellen, daß die zurückgeschnittenen Pflanzen ein höheres Alter erreichten. Die Lebensverlängerung war nicht bei allen Arten die gleiche. Es ließen sich hauptsächlich zwei Gruppen erkennen: eine bei der das Beschneiden einen verhältnismäßig kleinen Erfolg hatte, die Lebensdauer wurde nicht einmal verdoppelt, und eine andere Gruppe, bei der eine ganz erhebliche Lebensverlängerung zu beobachten war. Setzt man die „normale" Lebensdauer gleich 100 Einheiten, so wurde von Lepidium sativum, Sinapis arvensis, Senecio vulgaris und Atriplex roseum Werte von 120—130 Einheiten, von Galinsoga quadriradiata, Tagetes erectus, Chrysanthemum segetum und Matthiola annua solche von 300—400 Einheiten erreicht.

Es ließ sich beobachten, daß diejenigen Pflanzen, bei denen der geringere Lebensdauererfolg zu verzeichnen war, in ihren unteren Sproßteilen verhältnismäßig früh ihr Chlorophyll verloren, und sich hart und holzig anfühlten; bei der anderen Gruppe trat dieser Zustand bedeutend später ein.

---

1) Gewiß zeigten sich individuelle Unterschiede, die aber das Gesamtbild nicht wesentlich beeinträchtigten.

2) Nähere zeitliche Angaben sind unzweckmäßig, da die Versuche nicht unter konstanten Bedingungen ausgeführt wurden.

3) Der Tod wurde dann als eingetreten angenommen, wenn an der ganzen Pflanze äußerlich kein Chlorophyll mehr zu erkennen war.

Interessant ist vielleicht noch eine Einzelbeobachtung, die eine andere Wirkung des Beschneidens zeigt, wenn sie auch eigentlich nicht hierhin gehört, und auch keinerlei Anspruch auf Verallgemeinerung macht:

Drei Gruppen, nämlich Kontroll-, entblütete und stark beschnittene Pflanzen von Tagetes erectus standen in einem Kalthaus unmittelbar nebeneinander. Eine Krankheit (die nicht näher bestimmt wurde) befiel die Blätter der Pflanzen und brachte sie zum Absterben. Aber eigenartigerweise gingen nur die entblüteten und die Kontrollpflanzen zugrunde, während die stark beschnittenen Individuen gesund blieben; selbst deren älteste Blätter. —

Nach dem bisher gebrachten haben wir also die beiden Tatsachen:

Entfernen der Blüten bewirkt keine Lebensverlängerung;

Entfernen der Blüten und Entfernen eines größeren Teiles der oberirdischen Pflanze hat eine Lebensverlängerung zur Folge.

Also will man Blütenentfernen einerseits und starkes Zurückschneiden andererseits als zwei nur quantitativ voneinander verschiedene Eingriffe auffassen, so kann man sich die Wirkungslosigkeit der Blütenentfernung durch ihre Geringfügigkeit bedingt denken. Wir haben dann das Eigenartige vor uns, daß ein großer Verlust an Körpersubstanz eine Lebensverlängerung hervorruft, während ein geringerer wirkungslos ist.

Es ist immerhin naheliegend anzunehmen, daß durch die Fortnahme eines größeren Teiles der oberirdischen Pflanze innerhalb derselben größere Veränderungen hervorgerufen werden; hat doch die Pflanze nach dem Schnitt eine verhältnismäßig größere Wurzel, die wenigstens zunächst die oberirdischen Teile mit relativ mehr Wasser und wahrscheinlich auch mehr Bodensalzen versorgt, und so wird vielleicht eine Verschiebung in der stofflichen Zusammensetzung der Pflanze — sofern eine solche überhaupt möglich ist — im Sinne der „Stoffverhältnistheorie“ hervorgerufen, die da annimmt, daß für jedes Entwicklungsstadium ein bestimmtes Verhältnis von organischen zu anorganischen Stoffen charakteristisch ist. Und zwar sollen mit zunehmendem Alter die organischen Bestandteile an Bedeutung gewinnen und besonders zur Zeit der Blüte und des Absterbens ein bedeutendes Übergewicht erlangen. Von diesem Standpunkt aus ist es verständlich, daß, falls es gelingt, das Stoffverhältnis durch irgendwelche Eingriffe zugunsten der anorganischen Bestandteile zu verschieben, dadurch die „älteren Entwicklungsstadien“ von jüngeren abgelöst werden.

Die Bestimmung des Stoffverhältnisses bietet gewisse technische Schwierigkeiten. Zunächst ist die Trennung in organische und anorga-

nische Bestandteile keine einfache. Da es sich bei den vorliegenden Untersuchungen nicht um Festlegung absoluter Werte, sondern mehr um eine allgemeinere Orientierung handelte, wurde organisch gleich verbrennbarer Substanz (V) und anorganische Substanz gleich Asche (A) gesetzt.

Außerdem ist einzusehen, daß diejenigen Stoffe im Pflanzenkörper, die keinen Einfluß auf die chemische Zusammensetzung der lebendigen Pflanzen haben, das heißt diejenigen Stoffe, die sich nicht im lebendigen Plasma befinden, wie tote Gewebe und abgelagerte Reservestoffe bei derartigen Bestimmungen keine Berücksichtigung finden dürfen. Es ist klar, daß heutzutage eine einwandfreie Trennung in tote und lebendige Bestandteile nicht möglich ist. Bei den kurzlebigen hapaxanthischen Pflanzen spielen die „toten Stoffe" (wie sie der Kürze halber genannt seien) eine geringere Rolle, die aber, da sie sich unter verschiedenen Bedingungen verschieden stark ausbilden, nötig machen, nur Pflanzen zu vergleichen, die unter gleichen Bedingungen herangewachsen sind, selbst wenn sich die zu vergleichenden Pflanzen im gleichen Entwicklungsstadium befinden.

Dafür ein Beispiel:

Zwei verschieden alte Gruppen von Chenopodium opulifolium Schrad. wuchsen unter gänzlich verschiedenen Bedingungen; die älteren befanden sich im Freiland, hatten guten Boden, reichlich Feuchtigkeit und einen mäßig sonnigen Stand, die anderen, um 8 Wochen jüngeren Pflanzen wurden in einem Gewächshaus bei mäßiger Temperatur zu mehreren Hundert in einem einzigen Blumentopf herangezogen. Diese so verschiedenen Pflanzengruppen begannen zur gleichen Zeit mit der Blütenbildung. Wie unterschiedlich die beiden Gruppen waren möge ihr Trockengewicht (zu Beginn der Blüte) andeuten: Die älteren Pflanzen wogen durchschnittlich 20,9936 g, während das Gewicht bei den jüngeren nur 0,0101 g betrug. Das Stoffverhältnis (verbrennbare Substanz zu Asche oder V : A) zeigte, obschon sich die beiden Gruppen im gleichen Entwicklungsstadium befanden, Unterschiede: Dieses betrug bei den älteren V : A = 10,12, und bei den jüngeren V : A = 5,28. Dies zeigt, daß Pflanzen in bezug auf ihr Stoffverhältnis nur dann verglichen werden können, wenn sie unter gleichen Bedingungen herangewachsen sind.

Wie ändert sich nun das Stoffverhältnis im Laufe des Lebens der hapaxanthischen Pflanze und wie beeinflussen Blütenentfernung bzw. starkes Stutzen dieses? (Selbstverständlich bei Berücksichtigung, daß 1. „tote Stoffe" nicht ausgeschaltet sind, und 2. verbrennbar = organisch und Asche = anorganisch gesetzt ist.)

Tabelle 1.

Alter in Tagen	Zahl der zur Bestimmung gebrauchten Pflanzen	V : A der Kontroll-pflanzen	V : A der entblüteten Pflanzen	V : A der stark beschnittenen Pflanzen
(s. Anm. 1)	50	42,42	—	—
1	50	37,52	—	—
2	50	35,01	—	—
3	50	33,75	—	—
4	50	27,52	—	—
5	50	18,10	—	—
6	20	9,58	—	—
7	20	8,81	—	—
8	20	7,04	—	—
9	20	5,81	—	—
10	5	5,44	—	—
11	5	4,91	—	—
12	5	5,18	—	—
13	5	5,83	—	—
14	5	5,93	—	—
15	5	6,51	—	—
20	5	6,92	—	—
30	5	7,65	—	—
40	5	9,38	—	(s. Anm. 2)
54	5	12,81	13,15	17,61
65	3	13,65	13,54	16,35
68	3	15,23	14,83	16,10
77	3	16,55	16,05	13,45
91	3	18,21	18,63	16,28 18,83
100	3	20,53	20,23	13,64
111	3	23,24	22,76	19,10 22,43
120	3	—	—	18,80
124	3	—	—	18,43
130	3	—	—	22,03 25,37
140	3	—	—	22,51

Die Werte, die zur Aufstellung von Tabelle I. und Kurve (Fig. 1) benutzt wurden, stammen von Lepidium sativum.

Wie aus Kurve a hervorgeht, die V : A bei normal sich entwickelnden Pflanzen angibt[3]), gestaltet sich V : A am höchsten bei ungekeimten Samen (wahrscheinlich bedingt durch die reichlichen Reservestoffe). Von der Keimung ab fällt die Kurve, bis etwa ein Viertel der Lebensdauer (bei Lepidium sativum) verstrichen ist[4]). Von da ab steigt

1) Ungekeimte Samen.

2) Der linke Wert dieser Abteilung zeigt V : A vor dem Schnitt, der rechte gibt V : A unmittelbar nach dem Schnitt an.

3) Es handelt sich bei allen zur Aufstellung von Tabelle und Kurve benutzten Pflanzen um solche, die im Gewächshaus bei etwa 18—20° C und bei Feuchtigkeitsverhältnissen, die denen im Freien angeglichen waren, gezogen wurden. Sie wurden im Januar ausgesät und verbrachten ihr ganzes Leben in dem Gewächshaus.

4) Nach dieser Zeit ist meist das Rosettestadium vorbei, und die Internodien der Sproßachse werden länger.

V : A während der übrigen drei Viertel des Lebens stetig; erreicht aber nie mehr die Höhe, die es bei der Keimung gehabt hat.

Was den Einfluß des Entblütens auf den Verlauf der Kurve betrifft[1]), so ließ sich ein solcher bei der zweifellos etwas groben Methode nicht feststellen.

Anders bei den stark beschnittenen Pflanzen: Hier war unmittelbar nach dem Schnitt V : A bedeutend höher als zuvor, wie ja nicht anders zu erwarten war, da durch den Schnitt ja hauptsächlich junge Teile entfernt wurden, die bekanntlich verhältnismäßig wenig organische Bestandteile besitzen. Mit dem durch das starke Zurückschneiden bedingten Austreiben junger Sprosse zeigte sich ein Fallen der Kurve (vgl. Fig. 1, Kurve b), das nach einiger[2]) Zeit wieder in ein Steigen überging. Dieses Fallen und Steigen ließ sich durch weiteres Beschneiden wiederholen; es ließ sich beobachten, daß der jeweils nach jedem Schnitt erreichte tiefste Punkt allmählich immer etwas höher zu liegen kam. Daß die Zeit zwischen den Schnitten im Verlaufe des Versuches immer etwas kürzer genommen werden mußte[3]), wurde bereits oben erwähnt.

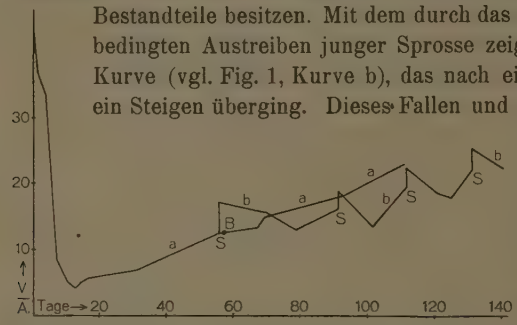


Fig. 1. **Lepidium sativum.** Kurve a zeigt V : A, wie es sich im Verlaufe des normalen Lebens verhält. Kurve b zeigt den Einfluß starken Beschneidens auf V : A.

II.

Wie verhalten sich nun die hapaxanthischen Pflanzen, deren Lebensdauer durch solch einfache Eingriffe, wie starkes Beschneiden, so starke Veränderungen erfahren kann, unter Lebensbedingungen, die etwas von den normalen abweichen?

Bisher war man der Ansicht, daß durch Änderung der Lebensbedingungen eine Lebensverlängerung im allgemeinen nur dann hervorgerufen werden könne, wenn durch die veränderten Bedingungen die Blütenbildung hinausgeschoben werde.

Meines Wissens ist nur ein Fall[4]) bekannt, aus dem hervorgeht,

1) Eine Kurve wurde für diese Werte nicht gezeichnet.

2) Nähere Angaben sind, wie bereits erwähnt, nicht am Platze.

3) „Um die Pflanzen dem Tode nicht zu nahe kommen zu lassen."

4) Mitgeteilt in: Molisch, Die Lebensdauer der Pflanze. Jena 1929, S. 60.

daß Lebensverlängerung der hapaxanthischen Pflanzen auch ohne Hinausschieben der Blütenbildung möglich ist:

R. v. Wettstein beobachtete in Brasilien Linum usitatissimum[1]), das dort ein bedeutend höheres Alter als in Mitteleuropa erreichte und ununterbrochen blühte und fruchtete. Man betrachtet dies als einen Einzelfall, und nimmt an, daß Linum usitattissimum von einer ausdauernden Art abstammt.

Diesem „Einzelfall" kann man einige andere zur Seite stellen:

Fig. 2. Reseda odorata-Pflanze, die zum zweiten Male blüht; der obere, ältere Teil der Pflanze ist bereits abgestorben; unterhalb befinden sich die diesjährigen blühenden Sprosse.

Im Februar ausgesäte Reseda odorata-Pflanzen verbrachten den Sommer im Freien und blühten dort. Im Herbst wurden sie in ein Gewächshaus von 16—20° C und mäßiger Luftfeuchtigkeit gebracht. Im Dezember, als die meisten Blätter dieser Pflanze bereits braun waren, erhielt ein Teil von ihnen Bodenwärme, und zwar 28 bis 32° C (Elektrische Heizung). Alle anderen Bedingungen blieben die gleichen; die „bodenwarmen" Pflanzen standen dicht neben den übrigen. Nach etwa 5 Wochen zeigten sich an den bodenwarmen Pflanzen unterhalb der abgeblühten Sprosse, die bereits damit begonnen hatten, ihren Samen auszustreuen, junge Sprosse, die Anfang März zur Blüte gelangten und neben den trockenen Teilen der Pflanze einen ungewohnten Anblick darboten (s. Fig. 2). Diejenigen Resedapflanzen, denen keine Bodenwärme zugeführt worden war, gingen bereits Ende Dezember zu-

Fig. 3. Matthiola annua, die im 2. Jahre unterhalb ihrer mit Samenschoten besetzten Sprosse neu austreibt.

1) Der Samen stammte aus Mitteleuropa.

grunde, während die mit Bodenwärme behandelten Ende Juni absterben[1]).

Wendet man Bodenwärme, ähnlich wie in den Versuchen mit Reseda bei Matthiola annua an, so läßt sich etwas Gleiches beobachten. Im Februar ausgesäte Matthiolapflanzen waren im Dezember dem Absterben nahe. Als begonnen wurde, einen Teil dieser Pflanzen mit Bodenwärme zu versorgen, besaßen diese kein einziges Blatt mehr, sondern nur braune Samenschoten; ihr unterer Stengelteil war allerdings noch teilweise grün. Nach 3wöchentlicher Einwirkung der Bodenwärme sahen die Pflanzen etwa so aus, wie sie Fig. 3 zeigt: unterhalb der Samenschoten tragenden Sprosse zeigten sich junge Triebe; und zwar in den Achseln frü-

Fig. 4. Galinsoga quadriradiata; die zwei linken Pflanzen wurden gegen Ende ihres Lebens mit Bodenwärme versorgt, die rechten nicht. Nach 3wöchentlicher Einwirkung wurde die Aufnahme gemacht.

herer Blätter[2]). Auch hier zeigt sich, daß unter bestimmten Bedingungen die Hapaxanthie aufgehoben werden kann.

Galinsoga quadriradiata reagiert ebenfalls gut auf Bodenwärme. Fig. 4 zeigt vier Pflanzen, von denen die zwei linken gegen Ende ihrer Blütezeit mit Bodenwärme versorgt wurden. Nach 3 Wochen war der Unterschied zwischen den bodenwarmen Pflanzen einerseits und den normal behandelten andererseits so, wie ihn die Figur zeigt. Galinsoga blüht im Gegensatz zu Reseda und Matthiola bei Behandlung mit Bodenwärme ununterbrochen. Es gelang ein relativ hohes Alter zu erreichen; die Lebensdauer wurde vervierfacht[3]). (Die normale Lebensdauer wurde mit 5 Monaten angesetzt.) Fig. 5 zeigt eine Galinsoga-

1) Durch verbesserte Kultur wird sich vielleicht noch mehr erreichen lassen.

2) Die neuen Sprosse hatten bei Abschluß der Arbeit (Mitte Februar) bereits Blüten angelegt.

3) Es ist wohl nur eine Frage der Kultur, weitere Erfolge zu erzielen.

pflanze im Alter von 17 Monaten; neben abgestorbenen Sproßteilen sind immer noch eine Anzahl offener Blüten vorhanden.

Man ist vielleicht geneigt, anzunehmen, daß diese Lebensverlängerungserfolge auf den Wechsel in der Bodentemperatur zurückzuführen ist. Jedoch scheint der Wechsel weniger wichtig zu sein; denn Versuche mit Galinsoga quadriradiata, die von Jugend an in Bodenwärme gezogen wurden, zeigten die gleichen Lebensdauerunterschiede normal gezogenen Pflanzen gegenüber.

Bodenwärmeversuche mit Lepidium sativum und Sinapis arvensis verliefen ergebnislos. Man erinnert sich, daß diese Pflanzen zu jener

Fig. 5. Galinsoga quadriradiata, 17 Monate alt.

Gruppe gehörten, bei denen das starke Beschneiden nur einen geringen Erfolg hatte. Vielleicht ist es eine Frage der Kulturmethode, auch bei diesen Pflanzen Lebensdauererfolge zu erzielen.

III.

Wie verhalten sich nun Stecklinge, die von verschieden alten hapaxanthischen Pflanzen genommen sind, in bezug auf ihre Lebensdauer[1])?

Es ist bekannt, daß sie in bezug auf die Bewurzelungsschnelligkeit Verschiedenheiten aufweisen, in dem Sinne, daß Stecklinge, die von alten Pflanzen stammen, sich langsamer bewurzeln, als solche, die von jungen genommen sind. Wie geringe Unterschiede (absolut genommen) bei den hapaxanthischen Pflanzen bereits eine Rolle spielen, zeigt Tab. II.

1) Versuche in dieser Richtung mit reinen Linien und konstanten Bedingungen sind noch im Gange.

Tabelle II.

Chrysanthemum segetum:

Gruppe	A	ausgesät	am	14. IV. 30
„	B	„	„	25. VIII. 30
„	C	„	„	19. I. 31

Von diesen Gruppen wurden am 10. III. 31 je 30 Stecklinge geschnitten.

Von Gruppe	A	B	C	waren bewurzelt am:
„ „	—	12	21	19. III. 31
„ „	18	19	27	23. III. 31
„ „	27	27	30	28. III. 31
„ „	30	30	30	7. IV. 31

Lepidium sativum:

Gruppe	A	ausgesät	am	19. I. 31
„	B	„	„	13. III. 31

Von diesen Gruppen wurden am 3. IV. 31 je 30 Stecklinge geschnitten.

Von Gruppe	A	B	waren bewurzelt am:
		27	13. IV. 31
	3	27	18. IV. 31
	3	30	23. IV. 31
	6	30	14. V. 31

Fig. 6. Lepidium sativum; zwei Stecklinge von verschieden alten Mutterpflanzen; links von einer jüngeren, rechts von einer älteren Pflanze.

Ebenso wie bei der Bewurzelungsschnelligkeit, zeigten sich bei der Lebensdauer Unterschiede: Von 2 und von 8 Wochen alten Lepidium sativum-Pflanzen wurden je 25 Stecklinge geschnitten; um möglichst gleichwertige Stecklinge zu erhalten, wurde stets nur der Haupttrieb der Mutterpflanze verwandt. Ferner wurde darauf geachtet, daß sämtliche Stecklinge etwa das gleiche Gewicht hatten. Die Stecklinge wurden in ein bodenwarmes Beet zur Bewurzelung eingesenkt. Sobald einer Wurzel gezogen hatte, kam er ins Kalthaus. Es ist klar, daß auf diese Weise die jüngere Gruppe infolge ihrer größeren Bewurze-

lungsschnelligkeit früher aus dem Warmbeet herauskam. Dies war aber nötig, da sonst die bereits bewurzelten Pflanzen den noch unbewurzelten gegenüber einen zu großen Vorsprung in ihrer Entwicklung erlangt hätten. Im Kalthaus nun (bei etwa 12—16° C und mäßiger Luft-

Fig. 7. Galinsoga quadriradiata, Stecklinge von verschieden alten Mutterpflanzen; die rechten stammen von älteren Pflanzen ab und haben bereits Blüten gebildet.

feuchtigkeit) wurden sämtliche Stecklinge unter gleichen Bedingungen gezogen. Die beiden Gruppen sahen recht verschieden aus; s. Fig. 6. In bezug auf die Lebensdauer war ein durchschnittlicher Unterschied von etwa 2 Wochen zu beobachten. Dies ist zweifellos zunächst etwas eigenartig, da doch die Stecklingsmutterpflanzen einen Unterschied von 6 Wochen aufwiesen. Dieses teilweise Verwischen der Altersunterschiede beruht wahrscheinlich darauf, daß die „jüngeren" Stecklinge sich bereits weiter entwickeln konnten, während die anderen, die von älteren Mutterpflanzen stammten, noch unbewurzelt im Warmbeet standen.

Fig. 8. Galinsoga quadriradiata, Stecklinge von verschieden alten Mutterpflanzen, etwas älter als sie Fig. 7 zeigt; die beiden rechten Pflanzen, die von älteren Pflanzen geschnitten wurden, sind bereits abgestorben.

Mit Galinsoga quadriradiata wurden ganz ähnliche Versuche angestellt. Hier betrug der Altersunterschied bei den Stecklingsmutterpflanzen 3 Monate, der Lebensdauerunterschied der Stecklinge etwa 35 Tage. Vgl. Fig. 7 und 8, bei denen jeweils die rechten Pflanzen

Stecklinge von alten Individuen sind; auf Fig. 8 sind die rechten bereits abgestorben. — —

Die Abtrennung der hapaxanthischen Pflanzen von den übrigen hat an Schärfe verloren, wenn auch die vorliegenden Untersuchungen für weitergehende Verallgemeinerungen nicht ausreichend sind.

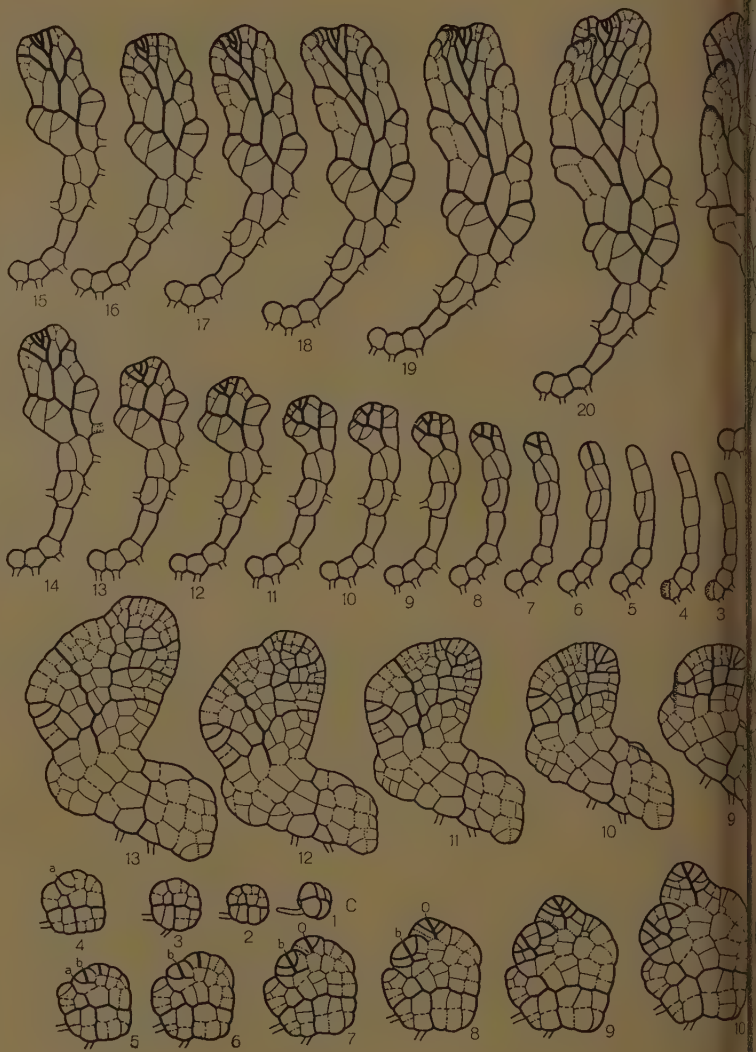
Zusammenfassung.

Es ließ sich an verschiedenen hapaxanthischen Pflanzen zeigen, daß Blütenentfernung keine Lebensverlängerung bewirkt. Eine solche ließ sich 1. durch starkes Beschneiden der oberirdischen Teile der Pflanzen (was an sich nichts Neues bedeutet) und 2. durch Einwirkung von Bodenwärme erreichen.

Mehrere hapaxanthische Pflanzen wurden dazu gebracht, mehrmals, bzw. ununterbrochen zu blühen.

Stecklinge, die von verschieden alten hapaxanthischen Pflanzen stammten, hatten eine verschiedene Lebensdauer, in dem Sinne, daß die von alten Mutterpflanzen genommenenen schneller abstarben, als die, die von jungen Pflanzen geschnitten worden waren.

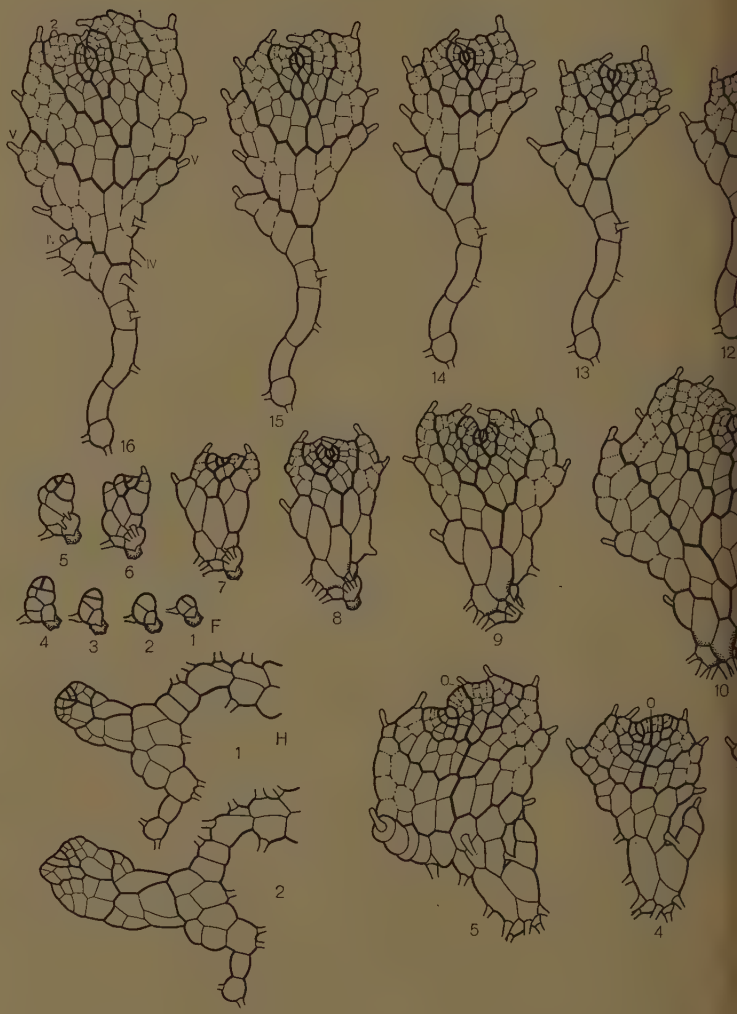
Meinem verehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Prof. K. v. Goebel, möchte ich für die Überlassung und stete Förderung der Arbeit herzlich danken.



Schmelzeisen.

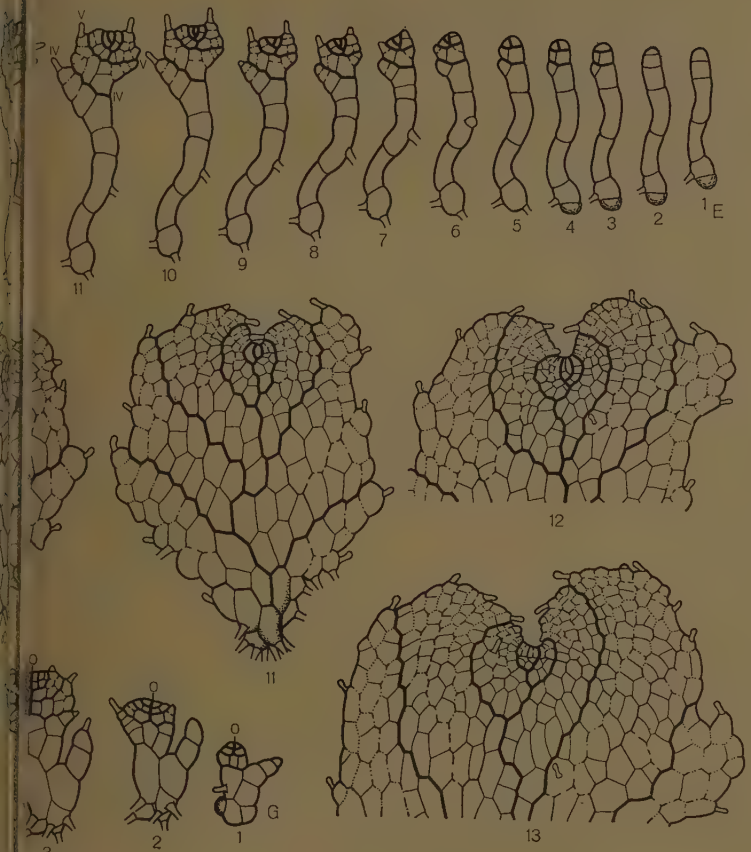
VERLAG VON GUSTA

22
23
24
D
1
11
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1
A
B
8
7
6
5
4
3
2
1
11
12
13
14
S
S1
S2

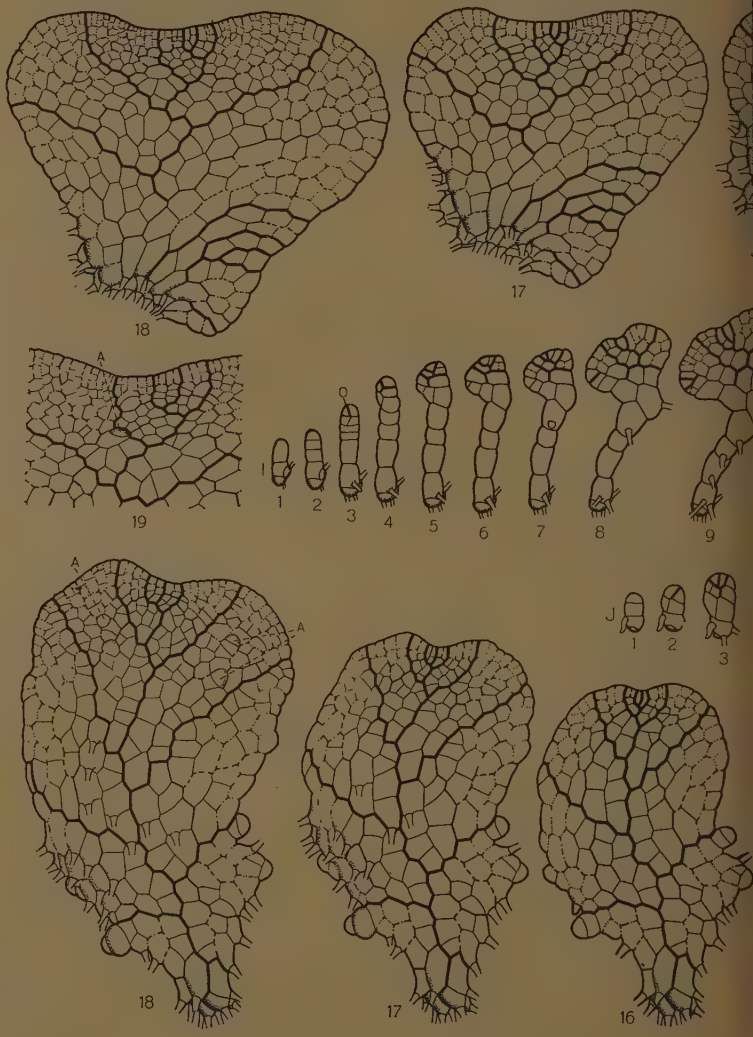


Schmelzeisen.

VERLAG VON GUS



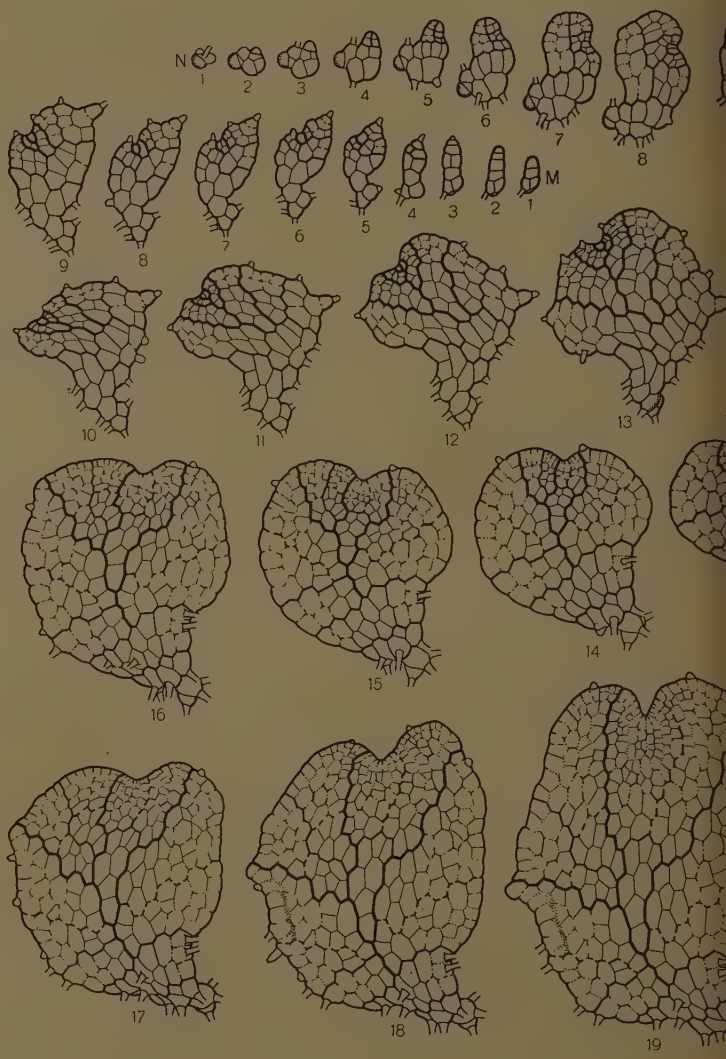
CHER IN JENA



Schmelzeisen.

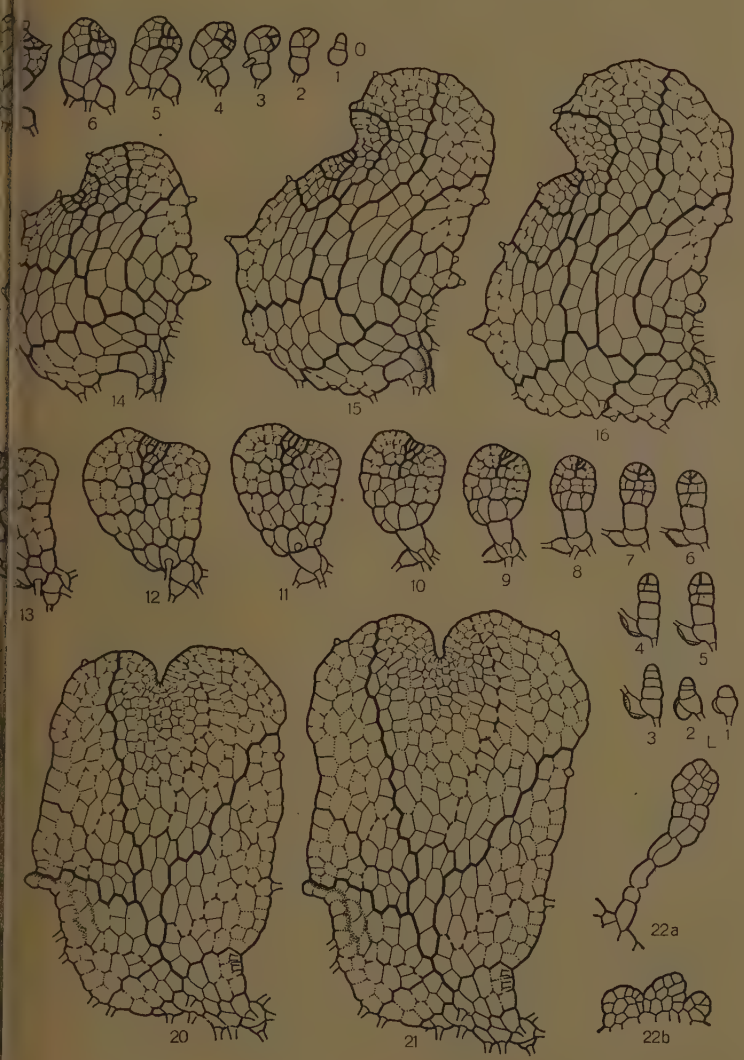
VERLAG VON GUS

SCHER IN JENA.

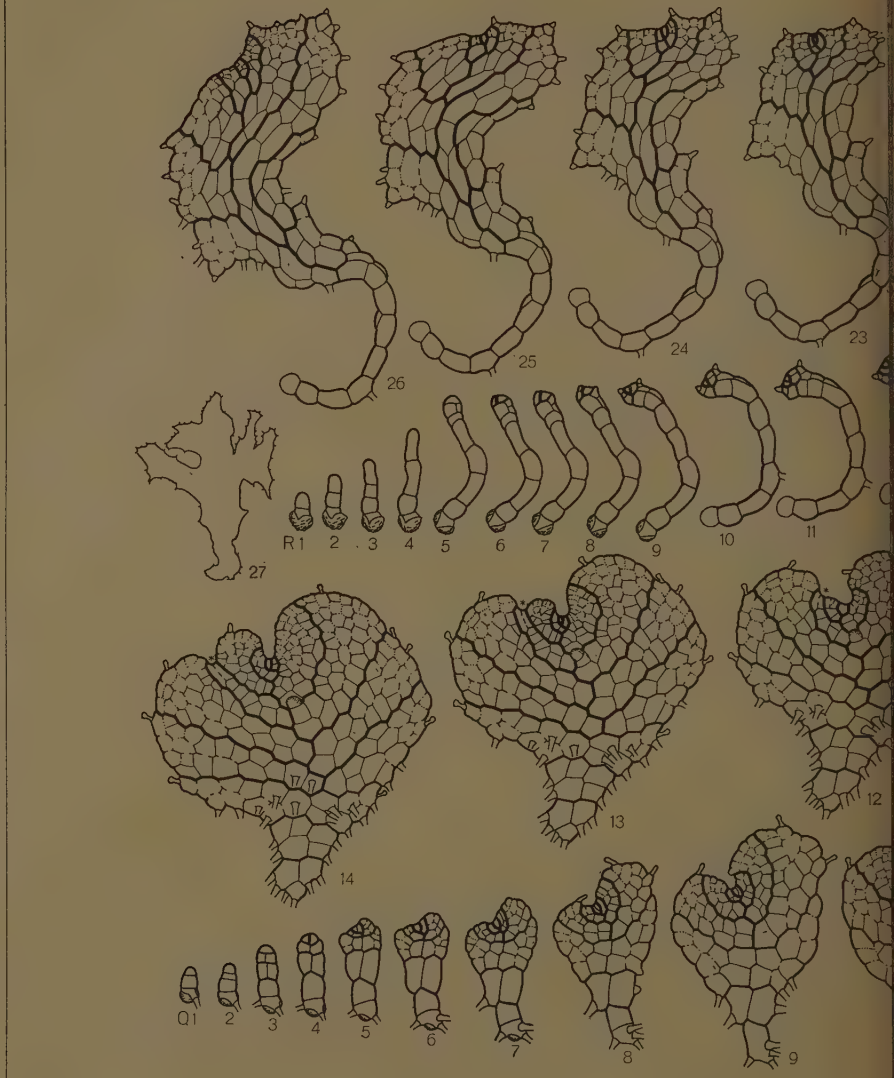


Schmelzeisen.

VERLAG VON G

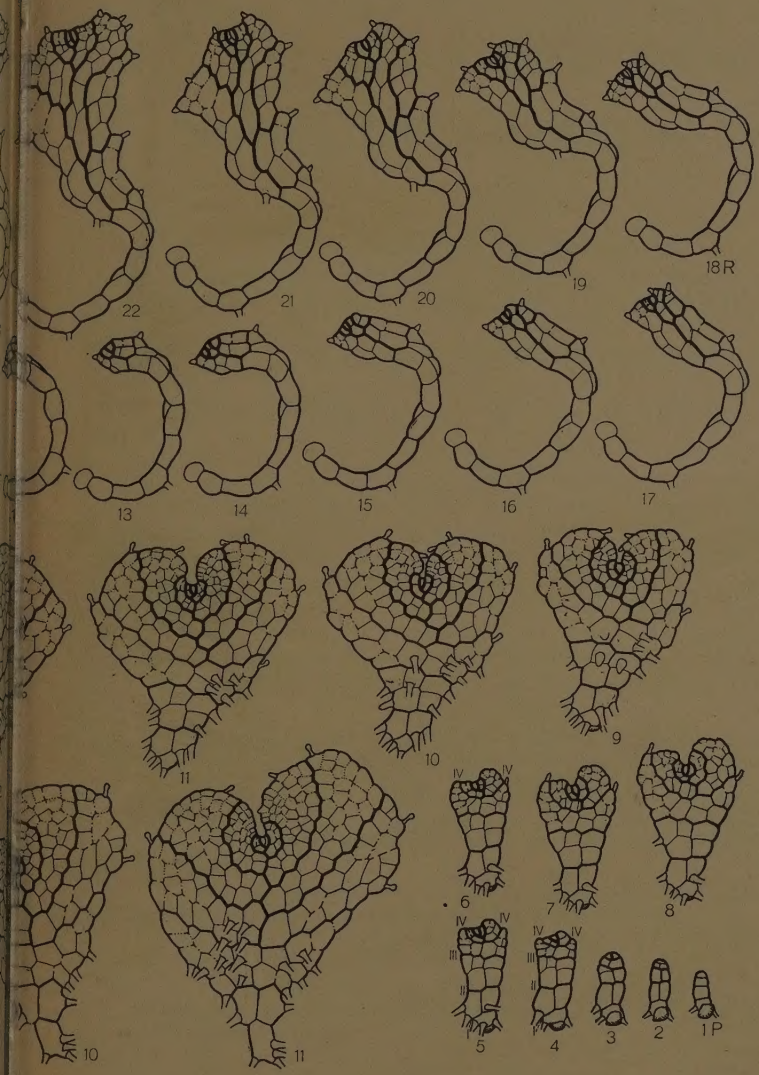


SCHER IN JENA



Schmelzeisen.

VERLAG VON GUS



SCHER IN JENA

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die pflanzengeographische Stellung und Gliederung Italiens

Von

Prof. Dr. L. Adamović

ehem. Direktor des Botanischen Instituts und Gartens der Universität Belgrad
und Dozent für Pflanzengeographie an der Universität Wien

Mit 31 pflanzengeographischen Originalkarten

XII, 259 S. gr. 8° 1933 Rmk 22.—, geb. 24.—

Inhalt: Einleitung. / I. Charakter und Begrenzung des mediterranen Floren- und Vegetationsgebietes. / 1. Südliche Vegetationslinien. 2. Nördliche Vegetationslinien. / II. Die mediterranen Elemente der Flora Italiens, ihre Herkunft und Verbreitung. / III. Pflanzengeographische Gliederung des zum mediterranen Floren- und Vegetationsgebiete gehörenden Territoriums Italien. 1. Zirkumadriatische pflanzengeographische Zone. 2. Euganeisch-insubrische pflanzengeographische Zone. 3. Ligurisch-seealpische pflanzengeographische Zone. 4. Westapenninische pflanzengeographische Zone. 5. Sardo-korsische pflanzengeographische Zone. 6. Tyrrhenisch-pelagische Zone. / IV. Anhang: Kurze topographische Übersicht Italiens. Pflanzengeographische Literatur Italiens.

Die erste Aufgabe der Arbeit ist die Klärung der bisher noch immer undeutlich und unsicher behandelten und daher von verschiedenen Autoren anders gedeuteten Ausdehnung des mediterranen pflanzengeographischen Gebietes in Italien. Zu diesem Zwecke hat der Autor sämtliche dabei in Betracht kommenden Faktoren einer eingehenden Prüfung unterworfen, woraus die Eigentümlichkeiten, die Charakteristik und die Grenzen des Gebietes klar und deutlich zu erkennen, zu verstehen und zu unterscheiden sind.

In Verbindung mit der ersten Aufgabe lag die Lösung des gleichfalls noch unklar gewesenen Problems der pflanzengeographischen Stellung und Gliederung der Apenninischen Halbinsel; es wird ebenfalls ausführlich und auf Grund von Belegen, Tatsachen, eigenen Erfahrungen und Studien erörtert.

Da der Autor dabei den Stoff kritisch behandelt, dürfte das Buch nicht nur Pflanzengeographen, sondern auch sonstige Botaniker, sowie Geographen, Naturforscher und Naturfreunde interessieren.

Von demselben Verfasser erschien früher:

Die Pflanzenwelt der Adrialänder, umfassend Ostitalien, Istrien, die Quarnero-Inseln, das Kroatische Küstenland, Dalmatien, Südhercegowina, Südmontenegro und Albanien. Mit 31 Abbild. im Text und einer pflanzengeographischen Karte. VI, 202 S. gr. 8° 1929 Rmk 9.—, geb. 10.50

abzügl. 10 % lt. 4. Notverordnung

JULIUS SACHS

der Begründer der neueren Pflanzenphysiologie 1832—1897

Von

Ernst G. Pringsheim
Professor an der Deutschen Universität in Prag

Mit 13 Tafeln

XII, 302 S. gr. 8° 1932 Rmk 16.—, geb. 18.—

Unter den Männern, die der heutigen Wissenschaft von der Pflanze und ihrem Leben die Grundlage gegeben haben, ist Julius Sachs einer der wichtigsten, sein Einfluß vielleicht der stärkste und nachhaltigste. Sein lebhafter, durchdringender Geist, seine nie ruhende Schaffenskraft, sein Wille zu wirken und zu gestalten, haben einen mächtigen Aufschwung, eine die ganze gebildete Welt ergreifende Ausbreitung des Studiums der botanischen Wissenschaft zur Folge gehabt. Die Herausgabe dieser Gedenkschrift zu seinem 100. Geburtstag bedarf also keiner Begründung.

Viele von Sachs' Forschungsergebnissen sind so sehr Allgemeingut geworden, daß man sie heutzutage fast als selbstverständlich betrachtet.

Er war es, der die glänzende Entwicklung der Pflanzenphysiologie in Deutschland in die Wege geleitet hat, und er war wohl der letzte Botaniker, der das Gesamtgebiet dieser Wissenschaft beherrschte und sie von hoher Warte aus und mit künstlerischem Blick darzustellen verstand. Sachs war es, der die ganze Botanik mit physiologischem Geiste durchtränkte und die Pflanzenphysiologie in den Lehrbetrieb der Universitäten einführte. Wir verdanken ihm auch die erste Konstruktion einer Anzahl wichtiger physiologischer Apparate — wie Auxanometer, Klinostat, Wurzelkästen u. a.

Als Lehrer wirkte Sachs einerseits durch seine Vorlesungen und Übungen, anderseits durch seine Bücher. Sein Hörsaal war immer voll. Als ausgezeichneter Redner und künstlerischer Zeichner verstand er es, die Studenten mächtig anzuziehen. Sein Laboratorium wurde ein Zentrum für junge Botaniker aus aller Herren Länder. Sein „Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen" gab zum erstenmal eine kritische und ungemein klare, zusammenfassende Darstellung der Pflanzenphysiologie. Sein „Lehrbuch der Botanik" hatte das große Verdienst, weiten Kreisen in glänzender Form die Ergebnisse der neuen Botanik zu übermitteln; es ist bis heute unübertroffen geblieben. In freierer Form und für weitere Kreise berechnet, hat er später „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" herausgegeben, die auch heute noch lesenswert sind. Dasselbe gilt in besonderem Maße von seiner „Geschichte der Botanik"; lichte Klarheit der Darstellung und tiefe philosophische Bildung geben diesem Buche einen unvergleichlichen Zauber.

In der Geschichte der Botanik lebt Sachs fort als einer ihrer größten Meister.